ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SÉRIE T. 11 1989 N° 2

Avril-Juin 1989

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60.
— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 40-79-34-38.

Abonnements pour l'année 1989 (Prix h.t.)

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 1575 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 900 F.
SECTION B : Botanique, *Adansonia* : 420 F.
SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 420 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e sér., **11**, 1989, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 2

SOMMAIRE — *CONTENTS*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., 11, 1989,
section C, n° 2 : 69-77.

La présence de concrétions de lithiophorite cobaltifère dans la grotte de Belvis (Pays de Sault, Pyrénées audoises)

par Elena-Adriana PERSEIL, Dominique SACCHI et Francis CHANTRET

Résumé. — Le remplissage des karsts de la grotte de Belvis renferme entre autres un grès hétérogène. De teinte sombre, le ciment de ce grès est essentiellement constitué de Co-lithiophorite. Cet oxyde de manganèse s'enrichit progressivement en cobalt et évolue par la suite en termes de MnO_2 qui appartiennent à la série isostructurale de la cryptomélane. La Co-lithiophorite, qui se manifeste très rarement dans les concentrations manganésifères, semble, comme dans le cas classique de la Nouvelle-Calédonie, avoir une origine résiduelle.

Abstract. — The deposits in karsts of Belvis cavern includes among others a heterogeneous sandstone. Dark tinted, the cement of this sandstone is mainly constituted of Co-lithiophorite. This oxide of manganese enriches itself progressively in cobalt and develops afterwards members of MnO_2 which belong to the isostructural serie of cryptomelane. The Co-lithiophorite, which very rarely manifests itself in manganese deposits, seems, like in the classical case of New-Caledonia, to have a residual origin.

E. A. PERSEIL, *Laboratoire de Minéralogie, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75005 Paris.*
D. SACCHI, *Laboratoire de Préhistoire, 21, place de la Mutualité, 11000 Carcassonne.*

INTRODUCTION

Des concrétions noires manganésifères enveloppées d'une fine pellicule limonitique ont été trouvées dans la grotte de Belvis (Pays de Sault, Pyrénées audoises) (fig. 1). L'échantillon concerné par cette étude (Belv. F9-C2-rel. 13) fut recueilli dans la couche 2 de l'horizon archéologique magdalénien exploré par SACCHI (1986) et daté de 12270 + 280 ans BP (Gif 2950) selon la chronologie du ^{14}C. Une étude stratigraphique et sédimentologique du remplissage de cette cavité (HUBSCHMAN & SACCHI, 1981) souligne l'importance des structures à poches limoneuses (couche 7) qui résultent de la déformation par cryoturbation d'un niveau archéologique, attribuable au Châtelperronien, édifié durant l'inter-Wurmien II/III. Les éléments de ce remplissage pourraient, pour HUBSCHMAN et SACCHI (1981), avoir une origine résiduelle.

L'ensemble des données fournies par l'étude minéralogique des concrétions manganésifères nous permet de les placer dans le contexte génétique du remplissage de la grotte. Ces concrétions manganésifères représentent en réalité un grès fin hétérogène où l'on retrouve une grande partie des constituants du remplissage, cimentés par un oxyde de manganèse particulièrement riche en cobalt et autres éléments de transition qui s'est révélé comme étant, pour l'essentiel, de la lithiophorite ($LiAl_2Mn_3O_9 3H_2O$).

WADSLEY (1950, 1952) a déterminé la structure de la lithiophorite et le rôle joué par Co^{2+},

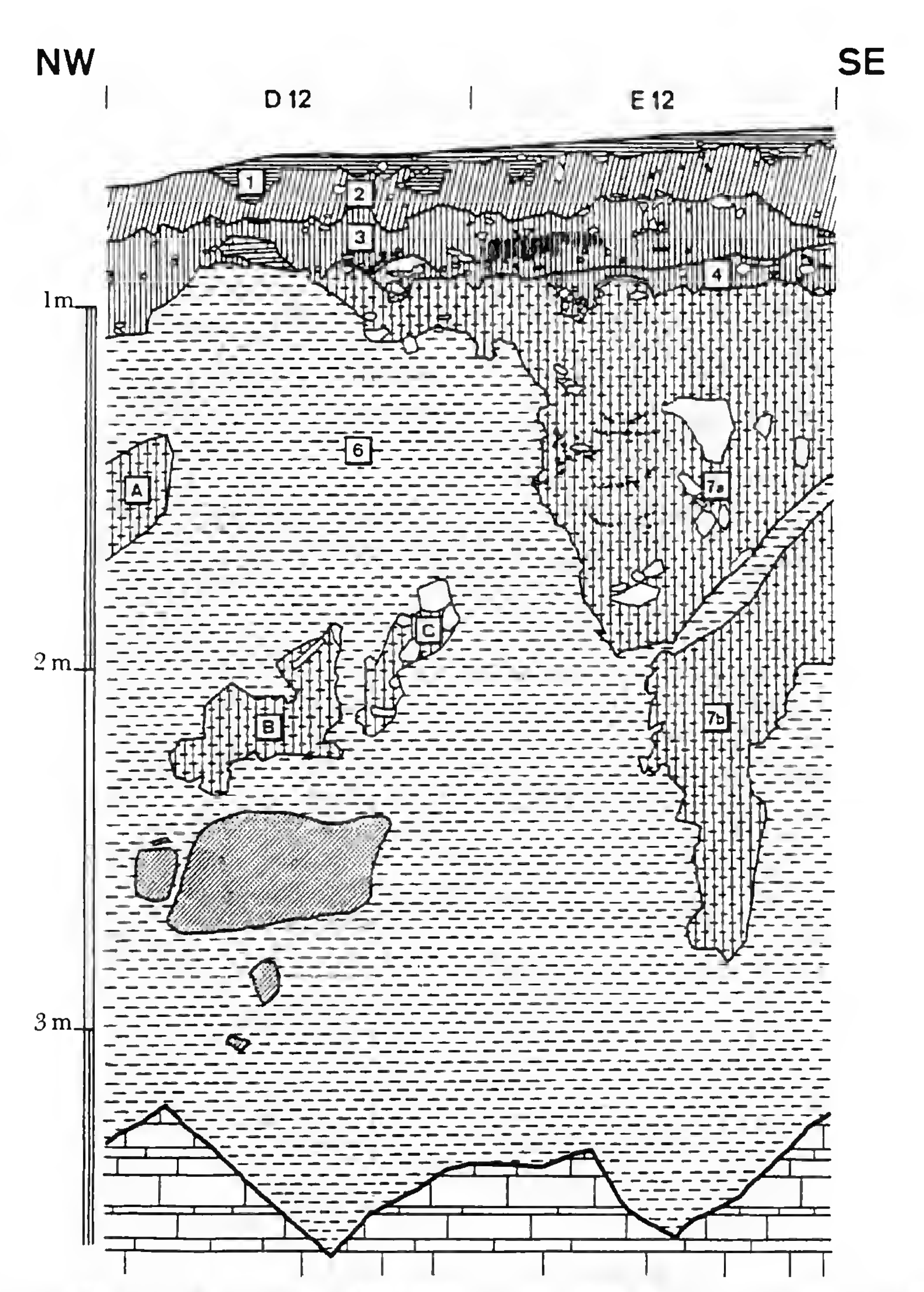


FIG. 1. — La Cauna de Belvis, Aude. Profil stratigraphique nord-est du secteur D12-E12. 1 = sédiment humifère grisâtre pulvérulent, Magdalénien VI remanié ; 2 = sédiment limono-argilo-sableux jaunâtre, Magdalénien VI plus ou moins remanié ; 3 = sédiment limono-argilo-sableux brunâtre, Magdalénien VI ; 4 = cailloux anguleux discontinus emballés dans un sédiment argileux jaunâtre, Magdalénien VI ; 6 = argile karstique jaune archéologiquement stérile ; 7a = poche de cryoturbation constituée d'un limon jaunâtre de cailloux anguleux, Châtelperronien ; 7b = identique à 7a ; A, B, C = identiques à 7a (relevé D. SACCHI).

La Cauna de Belvis, Aude. N-E stratigraphic profile of D12-E12 sector. 1 = greyish pulverulent humus sediment, altered Magdalenian VI ; 2 = yellowish silty clayey sandy sediment, more or less altered Madgdalenian VI ; 3 = brownish silty clayey sandy sediment, Magdalenian VI ; 4 = discontinuous angular gravels wrapped by an yellowish clayey sediment Magdalenian VI ; 6 = yellow karstic clay archaelogically sterile ; 7a = cryoturbed level made of yellowish angular gravelous silt, Chatelperronien ; 7b = similar to 7a ; A, B, C = similar to 7a (by D. Sacchi).

Ni^{2+} et Zn^{2+} dans l'édifice cristallin. Ses données furent transposées longtemps après à d'autres termes de la famille des phyllomanganates, lors des études minéralogiques des nodules polymétalliques et des oxydes cryptocristallins : tel fut le cas de l'*asbolite* que LACROIX (1910) avait considérée comme amorphe. WADSLEY (1950) signalait déjà une lithiophorite riche en cobalt qui provenait de la Nouvelle-Calédonie et qui, du point de vue de la composition chimique et de la structure cristalline, est particulièrement proche des échantillons d'*asbolite* de la collection du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, classés par la suite comme lithiophorite (PERSEIL, 1972).

Tous les auteurs sont d'accord pour attribuer une origine résiduelle aux « *asbolites* » connues essentiellement en Nouvelle-Calédonie. C'est donc la première fois — et dans des conditions de formation résiduelle — que l'on retrouve une lithiophorite cobaltifère en dehors du gisement classique de la Nouvelle-Calédonie. Cette découverte nous paraît importante sur plusieurs plans :

— elle permet de suivre l'évolution de la lithiophorite dans un milieu nettement défini ;
— elle confirme sa signification génétique ;
— elle souligne le rapport direct entre la dissolution des sulfures présents dans la formation manganésifère et l'enrichissement progressif en éléments de transition de la lithiophorite.

LES CONCRÉTIONS

Les concrétions provenant de Belvis correspondent à un grès hétérogène constitué de fragments de quartz, feldspaths, très souvent kaolinitisés, micas et carbonates et d'un ciment silico-alumineux remplacé progressivement par des carbonates et par des oxydes sombres. L'examen en lumière réfléchie révèle, parmi les éléments englobés dans le ciment, des fragments de sulfures en voie de dissolution : pentlandite, cuivre gris et de la cattiérite (CoS_2 — de la famille de la bravoïte), et la prédominance des oxydes de manganèse, dans le ciment, associés ici et là à la goethite. De nombreux restes de microorganismes ont été également remplacés par les oxydes de manganèse (fig. 2).

LES OXYDES DE MANGANÈSE

Une *lithiophorite* sans éléments de transition apparaît dans le ciment silico-alumineux enrichi en manganèse ; cette phase marque la première étape de l'évolution du ciment. La lithiophorite s'enrichit graduellement en nickel, cobalt, cuivre et zinc (tabl. I). Les plus belles concrétions de lamelles largement cristallisées de lithiophorite, très riches en cobalt représentent la *Co-lithiophorite*.

Les résultats de l'analyse ponctuelle indiquent d'une part un enrichissement progressif en K^+ et Ba^{2+} des concrétions de lithiophorite et d'autre part une augmentation des teneurs en MnO (tabl. II). Les observations microscopiques et les clichés aux rayons X confirment l'évolution de la lithiophorite vers des termes de la série isostructurale de la cryptomélane-hollandite. Les plages

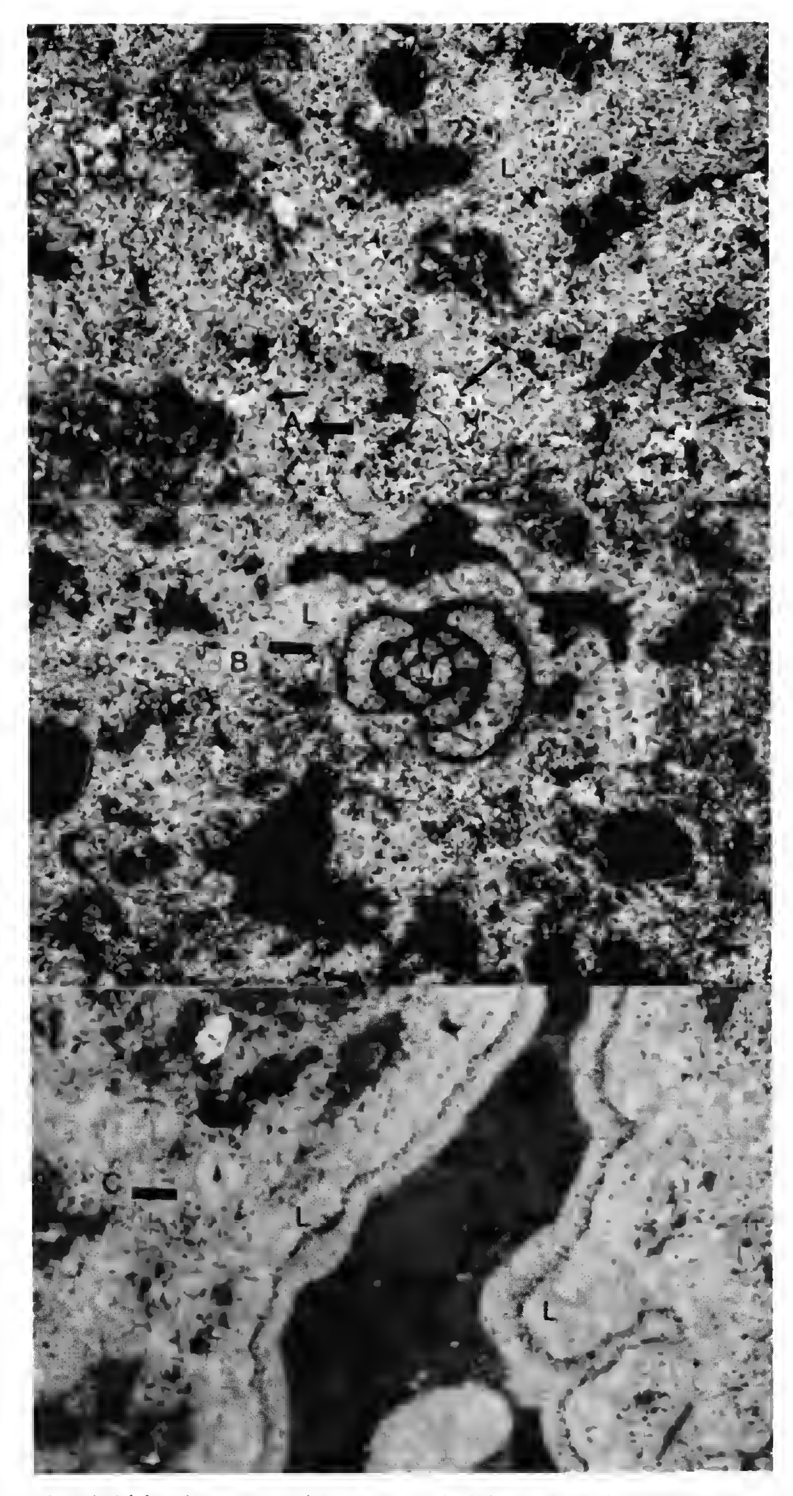


FIG. 2. — Le ciment du grès hétérogène est essentiellement constitué de Co-lithiophorite (L). La variation de la couleur (du blanc au gris) illustre bien le pléochroïsme de cet oxyde. Lumière naturelle réfléchie ; le tiret = 50 μm.

The cement of heterogeneous sandstone is mainly constituted of Co-lithiophorite (L). The color variation is due to the strong bireflectance of the mineral.

TABLEAU I. — Composition ponctuelle de la lithiophorite dans le ciment du grès hétérogène. (Microsonde électronique « Camebax », Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Tension d'accélération 15 kV ; temps de comptage 6 s/élément.)

Electron microprobe analyses of lithiophorite in cement of heterogeneous sandstone. (Camebax electron microprobe, National Museum of Natural History. Accelerating voltage : 15 kV ; counting time : 6 s/element.)

	1	2	3	4	5	6	7	8
MnO_2	58.40	53.71	54.75	51.18	52.34	53.26	49.08	48.57
Al_2O_3	20.96	22.99	18.68	21.99	22.46	21.36	19.00	20.53
SiO_2	0.30	0.03	0.29	0.74	0.26	0.22	0.85	0.59
BaO	0.70	0.00	0.85	0.05	0.08	0.00	0.54	0.23
CoO	0.05	2.49	6.91	6.92	6.70	7.52	7.94	9.91
CuO	0.00	0.06	0.00	0.10	0.05	0.00	0.20	0.10
NiO	1.60	0.00	0.26	0.04	0.00	0.20	0.30	0.03
ZnO	0.20	0.00	0.21	0.18	0.14	0.00	0.00	0.04
FeO	0.50	0.00	0.42	0.50	0.07	0.00	0.45	0.40
K_2O	0.00	0.00	0.21	0.00	0.00	0.00	0.75	0.42
Na_2O	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.21	0.14

TABLEAU II. — Composition ponctuelle de l'association de la Co-lithiophorite avec les termes de la série isostructurale de la cryptomélane-hollandite. (Microsonde électronique « Camebax », Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Tension d'accélération 15 kV ; temps de comptage 6 s/élément.)

Electron microprobe analyses of association Co-lithiophorite-the members of the cryptomelane-hollandite series. (Camebax electron microprobe, National Museum of Natural History, Paris. Accelerating voltage : 15 kV ; counting time : 6 s/element.)

	1	2	3	4	5	6	7	8
MnO_2	46.67	52.09	52.93	54.30	56.16	57.91	59.75	60.03
Al_2O_3	17.09	17.06	18.77	14.21	17.41	9.93	15.79	10.45
SiO_2	4.88	5.08	5.06	8.15	0.93	2.06	0.29	7.66
BaO	1.73	2.56	2.07	2.77	1.01	2.95	2.84	4.93
CaO	0.44	0.46	0.42	0.58	0.33	0.54	0.22	1.16
MgO	0.21	0.20	0.11	0.29	0.03	0.06	0.05	0.35
CoO	3.94	4.20	2.93	2.04	5.55	1.75	3.88	0.01
CuO	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
NiO	0.00	0.00	0.09	0.16	0.00	0.00	0.00	0.26
ZnO	0.25	0.17	0.00	0.15	0.00	0.00	0.41	0.00
FeO	6.88	2.92	1.62	1.05	0.00	5.65	1.41	6.75
K_2O	0.68	1.21	1.34	2.19	0.29	0.62	0.44	1.27
Na_2O	0.08	0.04	0.19	0.17	0.13	0.09	0.22	0.21

analysées (tabl. II) représentent des associations intimes entre *la lithiophorite et une solution solide cryptomélane-hollandite.* Cette interprétation est illustrée par la figure 4, où l'on peut distinguer au microscope électronique à balayage des lamelles de lithiophorite entourées de fines aiguilles de cryptomélane-hollandite.

Le cliché aux rayons X de la lithiophorite ne semble pas changer en fonction de sa teneur en Co^{3+} ou Ni^{2+} (tabl. III). Cette observation concorde avec les données de Giovanoli et Perseil (1985), Giovanoli *et al.* (1973). L'analyse ponctuelle révèle quelques plages particulièrement riches en Cu et Zn, où la teneur en alumine diminue considérablement.

Tableau III. — Diagramme de poudre de la lithiophorite.
X-ray powder data on lithiophorite.

1		2		3		4	
d(Å)	I	d(Å)	I	d(Å)	I	d(Å)	I
9.52	8	9.45	m	9.40	9	9.42	9
8.11	1	—	—	—	—	—	—
6.99	2	—	—	—	—	—	—
6.13	1	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	5.13	1	—	—
4.74	10	4.70	s	4.72	10	4.72	10
4.36	3	—	—	—	—	—	—
4.32	2	—	—	—	—	—	—
4.17	1	—	—	—	—	—	—
4.10	1	—	—	—	—	—	—
						3.45	3
3.16	3	3.12	mw	3.13	3	3.11	5
2.53	3	—	—	—	—	—	—
2.51	1	—	—	—	—	2.51	3
2.43	2	—	—	2.48	1	—	—
2.41	2	—	—	—	—	—	—
2.37	9	2.38	mw	2.35	9	2.38	7
2.31	2	—	—	2.27	1	2.31	2
2.16	2	—	—	—	—	—	—
2.12	2	—	—	—	—	—	—
2.05	1	—	—	—	—	—	—
1.97	1	—	—	—	—	—	—
1.88	7	1.88	m	1.87	8	1.88	6
1.58	3	—	—	1.55	6	1.55	3

1 : Lithiophorite de synthèse (Giovanoli, R., H. Bühler, & K. Sokolowska 1973).
2 : Wadsley, A. D. (1950).
3 et 4 : Échantillons analysés dans ce travail.

Les caractères microscopiques de ces plages riches en Cu et Zn étant identiques à ceux des lithiophorites, il est probable qu'elles correspondent à une intercroissance *Cu-lithiophorite-hydrohetaerolite.*

Caractéristiques des oxydes de manganèse analysés

En lumière réfléchie, les fines concrétions de lithiophorite (fig. 2) qui remplacent progressivement le ciment, possèdent une faible réflectance (inférieure à 20 % à 600 nm) mais un pléochroïsme intense (du blanc au gris) très caractéristique. Les marques de dissolution observées sur les contours des sulfures semblent plus importantes dans les passages où la lithiophorite s'enrichit progressivement en éléments de transition.

Au microscope électronique à balayage, les plaquettes de lithiophorite qui constituent les concrétions, sont légèrement courbées (fig. 3). D'autres fragments présentent de fines aiguilles incurvées qui se situent entre des lamelles de lithiophorite (fig. 4). Cette association morphologique correspond à celle de la lithiophorite avec des solutions solides cryptomélane-hollandite (tabl. II). Dans le ciment manganèsifère, certaines plages (fléchées) apparaissent plus réfléchissantes et moins pléochroïques que la masse de lithiophorite ; ces plages correspondent aux solutions de cryptomélane-hollandite.

Les examens thermiques de ces oxydes de manganèse révèlent d'une part un comportement thermique identique à celui de la lithiophorite de synthèse et d'autre part un comportement thermique où les caractéristiques de la lithiophorite et celles des termes de la série isostructurale de la cryptomélane se surperposent.

Les observations microscopiques ainsi que les analyses ponctuelles, les examens aux rayons X et les examens thermiques ont confirmé tout à la fois l'importance de la Co-lithiophorite dans la masse manganésifère du ciment, et l'association de cette phase avec une solution solide de cryptomélane-hollandite.

Les travaux de synthèse (GIOVANOLI & PERSEIL, 1985) ont mis en évidence la transformation de la lithiophorite en phase MnO_2 par libération du Al^{3+} et Li^{+} dans un milieu



FIG. 3. — Agrégats de lithiophorite. Observation en microscopie électronique à balayage. A : tiret = 10 µm ; B : tiret = 3 µm ; C : tiret = 0,5 µm.

Aggregates of lithiophorite crystals. The lithiophorite forms tiny tabular crystals (Scanning-electron micrographs).

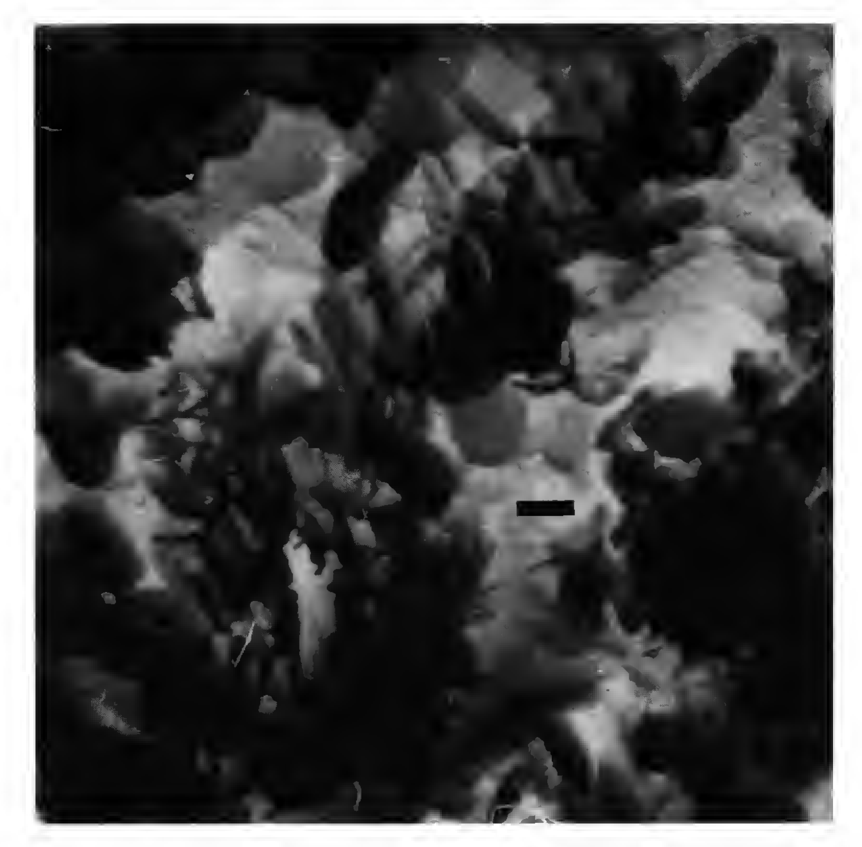


Fig. 4. — Association de lamelles de lithiophorite et fibres de cryptomélane-hollandite. Microscopie électronique à balayage ; le tiret = 1 µm.

Showing closely associated fibrous cryptomelane-hollandite and stubby bundles of bladed lithiophorite crystals ; scale bar is 1 µm.

acide. L'association de la Co-lithiophorite avec la cryptomélane-hollandite peut être interprétée comme une évolution des oxydes dans un milieu plus acide, riche en K^+ et Ba^{2+}. L'évolution de la Co-lithiophorite vers les termes de la série isostructurale de la cryptomélane-hollandite, est donc en parfaite concordance avec les résultats des synthèses expérimentales. Les concrétions d'« *asbolite* » de Lacroix (1910) — qui se sont révélées comme étant de la Co-lithiophorite (Perseil, 1972) — présentent le même type d'évolution vers les termes de la série isostructurale de la cryptomélane-hollandite.

Conclusions

La présence des oxydes de manganèse dans le grès hétérogène est liée à la remise en solution du manganèse dans les formations anciennes, mais lors du remplissage karstique il y a des conditions favorables au dépôt du manganèse. Ce milieu est assez riche en fragments de

sulfures polymétalliques. La lithiophorite, le premier oxyde formé dans ces conditions, s'enrichit progressivement en éléments de transition, alors que les plages de sulfures englobées dans le ciment montrent des contours de dissolution très marqués. Le transport des fragments de grès à ciment manganésifères, plus ou moins arrondis, peut sans doute être envisagé — mais même si le transport avait été effectué sur une courte distance, et à une vitesse assez lente, son effet serait toujours resté visible au niveau des microconcrétions des oxydes de manganèse.

L'observation microscopique en surface polie et en cassure, au microscope électronique à balayage, permet au contraire de constater que les microconcrétions des oxydes de manganèse n'ont subi aucune détérioration. Il paraît donc difficile d'envisager une origine allochtone. D'autre part, l'identité minéralogique des éléments incorporés dans le grès hétérogène et de ceux du remplissage karstique, suggère que la Co-lithiophorite s'est très probablement formée sur place.

Une introduction par l'homme ne peut toutefois être exclue. Les préhistoriques portaient un grand intérêt aux minéraux et fossiles. C'est ainsi que les Magdaléniens de Belvis ont recueilli des Nummulites dans les marnes ilerdiennes dont le point d'émergence le plus proche de la grotte se situe à 10 km à vol d'oiseau. Les colorants jouèrent un rôle important dans les activités esthétiques et autres d'*Homo sapiens fossilis.* Notons toutefois que l'échantillon en question, demeuré brut, n'offre aucune trace de raclage susceptible d'indiquer une utilisation pratique certaine.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

GIOVANOLI, R., H. BUHLER et K. SOKOLOWSKA, 1973. — Synthetic lithiophorite : electron microscopy and X-ray diffraction. *J. Microscopie,* **18** : 271-284.

GIOVANOLI, R., et E. A. PERSEIL, 1985. — Étude comparative des lithiophorites de synthèse et des lithiophorites de la zone d'oxydation des gisements ferro-manganésifères. *Schweiz. miner. petrogr. Mitt.,* **65** : 9-27.

HUBSCHMAN, J., et D. SACCHI, 1981. — Évolution périglaciaire wurmienne d'un remplissage de grotte et ses implications préhistoriques : La caune de Belvis (Pays de Sault, Pyrénées audoises). *Rech. géographiques, Strasbourg,* n° 16-17 : 19-23.

LACROIX, A., 1910. — Minéralogie de la France et de ses Colonies. Béranger éd., IV : 22-23.

PERSEIL, E. A., 1972. — Quelques précisions sur la « lithiophorite » et « l'asbolite » *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* Série D, **275** : 1019-1021.

SACCHI, D., 1986. — Le Paléolithique supérieur du Languedoc occidental et du Roussillon. *Gallia Préhist.* XXI[e] supplément, CNRS, 284 p., 204 fig., 16 pl.

WADSLEY, A. D., 1950. — Synthesis of some hydrated manganese minerals. *Am. Miner.,* **35** : 485-499.

— 1952. — The structure of lithiophorite, (Al, Li) MnO_2 (OH). *Acta Crystallogr.,* **5** : 676-623.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., 11, 1989,
section C, n° 2 : 79-99.

Les Crocodiliens des faluns miocènes de l'Anjou

par Miguel Telles ANTUNES et Léonard GINSBURG

Résumé. — Les faluns marins d'âge langhien de l'Anjou contiennent de nombreux restes de Crocodiliens. Leur étude permet de reconnaître trois formes : *Tomistoma* cf. *lusitanica*, *Gavialis* sp. et *Diplocynodon* sp. *Tomistoma* cf. *lusitanica* est une forme longirostre d'assez grande taille, bien reconnaissable par ses dents fortes, coniques et à fine striature. La forme type du Portugal est sensiblement du même âge. Du même âge aussi, et à rapporter à *Tomistoma* cf. *lusitanica*, est le rostre de Polastron (Gers) connu sous le nom de *Gaviolosuchus* sp., genre qui doit tomber en synonymie devant *Tomistoma*. La deuxième forme de Crocodilien longirostre des faluns est beaucoup plus rare et a été rapportée au genre *Gavialis*. Elle n'est représentée que par un petit lot de dents plus petites, mais plus hautes, minces, élancées et plus cannelées que striées. Dans les dépôts contemporains du Portugal, ce *Gavialis* est aussi présent, et aussi rare. Enfin le petit Crocodilien *Diplocynodon* est largement représenté dans les faluns, mais un certain nombre de pièces doivent être remaniées de terrains antérieurs. *Tomistoma* et *Gavialis* sont des formes inféodées aux grands fleuves, estuaires et régions marines côtières. Elles sont arrivées dans l'ouest de la France avec la transgression de la mer des faluns. *Diplocynodon*, implanté dans des milieux fluviatiles et lacustres depuis l'Éocène, est autochtone.

Mots-clés. — Crocodiliens ; Miocène ; Ouest de la France.

Abstract. — The study of crocodilian remains from the miocene "faluns" of western France kept at Institut de Paléontologie (Muséum, Paris) leads to the following conclusions : 1. Most specimens certainly in situ may be reported to a large, longirostrine form *Tomistoma* cf. *lusitanica*. (For a discussion on its generical statuts and affinities see ANTUNES, 1987.) This crocodilian has been recognized in France for the first time after some specimens from the miocene "faluns" at Pauvrelay, Pontlevoy and Noyant-sous-le-Lude (Antunes, 1961 : 72) and then classed as *Tomistoma* sp. — 2. The *Gavialosuchus* sp. from Polastron belongs to the same form. — 3. A second longirostrine crocodilian is represented but by some rare, slender, acuminate and distinctly striated teeth ; in spite of the lack of better anatomical evidence, such teeth strongly suggest the presence of a true Gavial *Gavialis* sp., recognized here for the first time. It most probably is the same one that lived in Portugal by that time. — 4. Other specimens are representative of still another crocodilian, *Diplocynodon* sp., probably the same that has been found at lower Miocene localities from Orléanais. — 5. French *Tomistoma* are more or less contemporaneous of closely related (if not identical) forms from Portugal and Catalonia ; this also seems to hold for similar ones from Austria, Sardinia, Italy and Malta. — 6. Data concerning the so far known localities clearly indicate that *Tomistoma* were swellers in environments related to large water bodies, probably rich in fishes (these crocodilians being largely ichthyofagous) : large rivers, estuaries, and probably also marine coastal regions. They certainly (if less commonly) intruded into coastal sea waters. — 7. Otherwise, such environments were not the normal habitat for *Diplocynodon*, probably restricted to less rich environments farther in land (rivers, swamps and lakes). — 8. All data indicate that *Tomistoma* as well as the gavial were tropical forms. Their extinction in Europe at upper Miocene times (or even earlier in some places) in undoubtedly related to less warm climate conditions that prevailed then.

Keys-words. — Crocodilians ; Miocene ; Western France.

Miguel Telles ANTUNES, *Centro de Estratigrafica e Paleobiologia da Universidade de Lisboa, Quinta da Torre, 2825 Monte da Caparica, Portugal.*
Léonard GINSBURG, *Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Introduction

La présence de Crocodiliens à museau allongé a été une nouveauté dans le Miocène européen par rapport aux faunes crocodiliennes de l'Oligocène, réduites alors au seul genre *Diplocynodon*.

Les Crocodiliens longirostres, qui atteignaient de très fortes tailles, ont laissé des restes dans des dépôts à faciès de grand fleuve, d'estuaire ou même de mer littorale, notamment en Autriche, Italie, Malte, Catalogne et Portugal. Ils ont colonisé, en outre, d'autres régions sur la façade atlantique (ouest de la France).

Ces Crocodiliens ont été décrits, souvent d'après des restes insuffisants, et sous des appellations diverses. Leurs affinités et leur statut générique ont été discutés, notamment en ce qui concerne le rapprochement avec les Tomistomidés ou avec les Gavialidés. Ces questions ont été abordées ailleurs (Antunes, 1987).

Un autre phénomène dont il faut tenir compte est leur extinction presque totale partout en Europe à la fin du Miocène moyen ; la seule exception connue étant celle d'un individu récolté dans le Tortonien inférieur de Lisbonne.

I. — SYSTÉMATIQUE

Ordre CROCODYLIA

Sous-ordre EUSUCHIA

Diagnose : Les plus évolués des Crocodiliens, à palais secondaire formé par les prémaxillaires, maxillaires, palatins et ptérygoïdes, avec les narines internes très repoussées en arrière et bordées uniquement par les ptérygoïdes.

Famille Crocodylidae Gray, 1825

Diagnose : Eusuchia à museau s'élargissant graduellement vers l'arrière du crâne donc sans contraste très accentué entre le rostre et la région orbito-postorbitale. Formes brévirostres à longirostres, à pilier postorbital inséré à la surface intérieure de la partie principale du jugal ; jugal latéralement comprimé dans la région de la fosse temporale inférieure et à surface externe à ornementation accentuée ; nasaux en contact avec les prémaxillaires ; épine du quadratojugal absente ou peu développée ; fenêtres supratemporales plus petites ou beaucoup plus petites que les orbites ; face postérieure du crâne presque verticale ; apophyse inférieure du basioccipital devenant plus étroite vers le bas ; surface articulaire des mâchoires considérablement excavée ; denture assez différenciée, avec des dents plus fortes, et d'autres plus réduites spécialement en arrière ; dents peu élancées sans ornementation accentuée, mais simplement finement striées.

Sous-famille Tomistominae Kälin, 1955

Diagnose : Crocodylidae à longirostrie accentuée ; nasaux longs et étroits n'atteignant pas la narine externe ; préfrontal beaucoup plus petit que le lacrymal ; orbites plus grandes que les fosses supratemporales ; splénial faisant partie de la symphyse.

Genre **TOMISTOMA** Müller, 1846

ESPÈCE-TYPE : *Tomistoma schlegelii* (Müller, 1838) ; Récent ; Bornéo, Sumatra, Malaisie ; dit le « faux-gavial ».

DIAGNOSE : Celle de la sous-famille.

Tomistoma cf. **lusitanica** (Vienna & Moraes, 1945)

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE DE *T. lusitanica* : *T. lusitanica* se distingue principalement de *T. schlegelii* par sa taille nettement plus grande, par l'allure des bords du museau nettement moins régulière, par la formule dentaire (5 dents prémaxillaires + 14 dents maxillaires contre 4 + 16 chez *T. schlegelii*), par ses naseaux relativement plus longs et pénétrant davantage entre les prémaxillaires ; diffère de *T. eggenburgensis*, par les bords latéraux du rostre qui s'élargissent beaucoup moins régulièrement (*T. eggenburgensis* rappelant plus *T. schlegelii*), par les processus postérieurs des prémaxillaires qui s'étendent moins en arrière, par la formule dentaire (5 dpmx + 15 dmx chez *eggenburgensis*), par sa table crânienne à bords latéraux moins convergents vers l'avant, et par ses fenêtres supratemporales plus élargies que chez *T. eggenburgensis* ; enfin, diffère de *T. americana* par une longirostrie un peu plus accentuée, et par le moindre développement des fenêtres supratemporales.

INVENTAIRE

— jugal droit de Pontigné (Fs 5143) ;
— jugal gauche de la région de Pontigné (Fs 5590) ;
— frontal de Pontigné (Fs 5139) ;
— squamosal droit de Pontigné (coll. ARNAUD) ;
— surangulaire droit de Pontigné (Fs 5133) ;
— angulaire droit de Dénézé-sous-le-Lude (Fs 3519) ;
— 63 dents provenant en partie de Pontigné (Fs 3251, 3279 à 3282, 3284, 3286, 3288, 3395, 3397, 3399 à 3409, 3411, 3414, 3419, 3421, 3422, 3526, 3535, 3536, 3540, 5288, 5378, 5405 à 5411, 5413 à 5415, 5420, 5484, 5489, 5490, 5492, 5496) ; de Lasse (Fs 3485 à 3487, 3491, 3492, 3587, 3588) ; de Noyant-sous-le-Lude (Fs 3274, 3475) ; de Cléré-les-Pins (Fs 3556, 3558) ; de Savigné-sur-Lathan (Fs 3272) ; de Pont-Boutard (Fs 5420 et 5505) ;
— 17 plaques dermiques incomplètes provenant de Pontigné (Fs 3469, 5287, 5424, 5426, 5442, 5444, 5445, 5448, 5449, 5468, 5469) ; des environs de Pontigné (Fs 5702 et 5703) ; de Noyant-sous-le Lude (coll. POUIT) ; de Genneteil (coll. POUIT) ; de Cléré-les-Pins (Fs 5325) ; de Chalonnes (Fs 5282) ; et une plaque dermique complète de Pont-Boutard (coll. LÉVÊQUE).

Toutes les pièces précédentes proviennent des faluns du nord de la Loire, qui appartiennent à l'Anjou, hormis le gisement de Pont-Boutard (commune de Langeais) qui est en Touraine. Dans le golfe de Loches au sud de la Loire, la comtesse Lecointre a figuré du gisement de Manthelan (1910, pl. XI, fig. 3) deux grosses dents qui appartiennent aussi à *Tomistoma* cf. *lusitanica*.

DESCRIPTION

Nous avons pu mettre en évidence la présence d'un *Tomistoma* dans les faluns d'Anjou sur la base des dents et d'un très beau squamosal. L'attribution à ce genre du reste du matériel ici décrit est moins évidente et plus sujette à caution.

Les dents atteignent des tailles qui les excluent immédiatement des *Diplocynodon*, avec des diamètres mésio-distaux dépassant parfois 19 mm. Ce sont des dents hautes, coniques, à surface très finement ridée. Lorsque la couche d'émail manque, on peut observer la surface externe de la dentine ornée de cannelures plus larges. Les dents sont légèrement recourbées (vers l'intérieur ?) et portent deux carènes, une antérieure et une postérieure. L'apex est toujours moins piquant que chez *Diplocynodon*. On peut distinguer deux types de dents : les premières sont plus grandes, plus hautes, plus courbes, peu carénées et ont une section plus ou moins elliptique ou ronde. Les dents du deuxième type, qui correspondent manifestement aux dents postérieures, sont plus petites, plus basses, plus dissymétriques car plus aplaties labiolingualement ; les carènes sont de ce fait plus marquées. Entre ces deux types de dents tous les intermédiaires existent.

Quelques ossements ont pu aussi être attribués à *Tomistoma* :

Deux jugaux, difficilement séparables de ceux de *Diplocynodon* par la morphologie générale, nous ont paru cependant pouvoir être attribués à *Tomistoma* en raison de leur taille et de leur ornementation en grosses cupules assez espacées.

Un frontal à ornementation en cupules larges, court à l'arrière car ne participant pas au bord de la fenêtre supratemporale, et peut-être un peu plus allongé le long du rebord de l'orbite que chez *Diplocynodon*, nous a aussi paru devoir appartenir plutôt à *Tomistoma*.

Un squamosal droit, incomplet car privé de son processus postéro-interne nous est parvenu. Il est caractérisé par sa très grande taille et les sculptures très profondes et peu nombreuses de sa face supérieure. Il participe à toute la région postéro-externe de la fosse supratemporale, et sa suture avec le pariétal est longue. Si l'on oriente ce squamosal par rapport à cette suture, qui, chez ces animaux, est sensiblement parallèle au plan sagittal, on constate que le bord externe de la face supérieure de l'os est aussi dans un plan parasagittal, comme chez *Gavialis giganticus*, *Tomistoma schlegelii*, *Tomistoma americana*, *Tomistoma lusitanica*, mais non comme chez *Tomistoma eggenburgensis*. La longueur de la suture pariéto-squamosale ou, si l'on veut, la longueur de la partie du squamosal se trouvant en arrière de la fosse supratemporale, est plus longue que chez *Gavialis gangeticus*, *Tomistoma lusitanica* et *Tomistoma eggenburgensis* et évoque beaucoup plus *Tomistoma schlegelii* et *Tomistoma americana*. De même, le dessin de la partie postéro-externe de la fenêtre supratemporale rappelle plus par son arrondi *Tomistoma schlegelii* et *Tomistoma americana* que *Tomistoma lusitanica* et *Tomistoma eggenburgensis*.

Un surangulaire incomplet nous est parvenu. Il est reconnaissable à sa grande longueur en arrière de la fosse de Meckel, celle-ci étant en position plus antérieure que chez *Diplocynodon*, mais plus reculée que chez *Gavialis*.

Un angulaire également incomplet a été aussi attribué à un *Tomistoma*, par opposition à *Diplocynodon* et *Gavialis*. Ici la gouttière interne est plus étroite que chez *Diplocynodon*, le bord supérieur pour la fosse de Meckel est plus allongée que chez *Gavialis* et le bord inférieur est plat alors qu'il est toujours bien arrondi chez *Diplocynodon*.

Enfin les plaques dermiques sont très grandes et sculptées de cupules larges et relativement espacées les unes des autres. La pièce la plus complète, qui provient de Pont Boutard, mesure 88 sur 119,5 mm.

Discussion

De par la très grande taille, la forme et la faible striature des dents et de quelques autres pièces squelettiques, il est hors de doute que *Tomistoma* est représenté dans les gisements du Miocène moyen de l'ouest de la France, comme l'un de nous l'a déjà signalé (Antunes, 1961, p. 65, 72 et fig. 13 du texte).

L'état très incomplet et disparate du matériel empêche une détermination spécifique précise. On pourrait penser soit à *Tomistoma eggenburgensis* soit à *Tomistoma lusitanica* ou même à une forme un peu différente des deux. Cependant, des affinités paléogéographiques évidentes font que ces animaux, qui fréquentaient des fleuves, des estuaires et même les eaux marines côtières (comme d'ailleurs *Tomistoma americana* cf. Auffenberg, 1954), étaient sûrement en rapport plus étroit avec les populations contemporaines du Portugal qu'avec celles d'Autriche dont elles étaient séparées par de vastes étendues de terres émergées. C'est pourquoi nous désignerons la forme ayant vécu dans l'ouest de la France comme *Tomistoma* cf. *lusitanica.*

Remarque sur *Gavialosuchus* Toula & Kail, 1885

Un spécialiste en Crocodiliens aussi célèbre que Ch. Mook avait accepté (1921, 1924) la valadité du genre créé par Toula & Kail en 1885 sur l'espèce, nouvelle aussi, *eggenburgensis*. Cependant, cette position ne reposait que sur un caractère permettant de le distinguer de *Tomistoma* : la forme plutôt triangulaire des narines internes chez *Gavialosuchus eggenburgensis*, alors qu'elles sont arrondies chez *Tomistoma schlegelii.* Quelques autres caractères avaient été aussi invoqués mais, par leur caractère trop dépendant de variations individuelles et ontogéniques, n'ont aucune fiabilité. Ceci provoqua à juste titre la contestation de L. Müller (1927). Plus tard, et en revenant à l'étude de « *Gavialosuchus americanus* », Auffenberg (1954) réitéra des points de vue semblables ; il contesta même la validité de la forme de l'ouverture nasale interne comme critère de différenciation. Néanmoins, et ceci d'une façon un peu surprenante, cet auteur appela au secours de la distinction générique un autre caractère : la présence ou l'absence de quille sur les plaques dermiques dorsales. Au-delà du fait qu'il s'agit manifestement de vouloir chercher la distinction d'une façon forcée, il n'est pas difficile de se rendre compte qu'il est encore question d'un caractère très variable, même parmi les plaques d'un même sujet. On ne peut donc lui accorder aucune validité.

À notre sens, les différences à noter entre les « *Gavialosuchus* » et l'espèce-type *Tomistoma schlegelii* tiennent à : *a*) la massivité et la taille des « *Gavialosuchus* », qui dépassent en dimensions le maximum connu chez *T. schlegelii* ; *b*) des différences minimes dans la formule dentaire ; *c*) la présence de dents plus fortes chez « *Gaviolosuchus* », avec la persistance toujours de cinq dents au prémaxillaire ; *d*) une tendance vers une longirostrie moins accentuée, en particulier chez *americana* ; *e*) la tendance, nette chez *lusitanica* et *americana*, à l'élargissement du rostre vers l'arrière moins régulière que chez *schlegelii.*

Toutes ces différences sont bien minimes et ne justifient aucune séparation au niveau supraspécifique.

En conclusion, tous les caractères invoqués ne pèsent pas assez pour que *Gavialosuchus* soit un genre valable, distinct de *Tomistoma*.

En outre, il est bien évident que ces animaux sont très nettement différents des Gavialidés, et qu'aucune parenté étroite ne peut par conséquent être admise — malgré les données fournies par l'étude des protéines d'animaux actuels.

Sous-famille ALLIGATORINAE Cuvier, 1807 (Kälin, 1933)

Les auteurs ont présenté un certain nombre de caractères pour distinguer les Alligatorinae des Crocodylinae. La valeur de ces caractères en tant que discriminants pour distinguer deux sous-familles est très inégale. Certains caractères sont en effet présents chez chacune des deux sous-familles en cause (cf. BERG., 1966 : 32-33), tandis que d'autres ne le sont pas. A notre sens, seuls ces derniers caractères doivent entrer dans une diagnose différentielle. D'après KÄLIN (1965 : 755-756, 759, 768), (modifié), on aurait chez les Alligatorinae (nous mettons entre parenthèses les caractères observés chez les Crocodylinae) :

— 4ᵉ dent maxillaire la plus forte (5ᵉ) ;
— absence d'échancrure primaire à la mâchoire supérieure pour loger la 4ᵉ dent mandibulaire (présence) ;
— partie interne du *processus retroarticularis* convexe (concave) ;
— épine du quadratojugal absente ou indiquée seulement par un talon (présente) ;
— partie du quadratojugal participant au bord postérieur de la fosse temporale inférieure large et à peine pointue (étroite et pointue) ;
— narines internes avec cloison médiane et crête au bord postérieur (sans cloison médiane, sans crête au bord postérieur) ;
— « festonation » latérale faible (généralement plus prononcée, surtout sur les sujets âgés) ;
— séries des dents de la mâchoire supérieure situées du côté latéral par rapport à celles de la mandibule (séries supérieure et inférieure coïncidant verticalement) ;
— dimensions notables de l'espace interdentaire derrière la 5ᵉ dent prémaxillaire et derrière la 6ᵉ dent maxillaire (derrière la 6ᵉ et la 7ᵉ dent maxillaire, et derrière la 8ᵉ dent mandibulaire) ;
— cloison médiane entre les narines externes (manque) ;
— museau court et presque toujours large (généralement plus allongé et étroit, mais avec des exceptions) ;
— nasaux participant normalement au bord des narines externes (quelquefois aussi) ;
— fosses supratemporales plus petites que les orbites (il en est de même).

De cette liste de caractères, les six premiers cités semblent assez nettement appréciables et assez fiables. Les sept derniers paraissent à la fois moins fiables et plus difficiles à appréhender, car portant sur des détails fort minces.

Nous estimons qu'une reprise de la question sera justifiée lorsqu'on aura l'occasion de s'occuper plus en détail de l'excellent matériel de *Diplocynodon* d'autres gisements de France. En particulier, l'insertion de ce genre parmi les Alligatorinae mérite une discussion plus approfondie. L'ambiguïté est telle que des auteurs compétents ont placé ce genre soit dans les

Crocodylinae (KALIN, 1955 : 771), soit parmi les Alligatorinae (BERG, 1966 : 11), ce dernier en se basant finalement sur les caractères des plaques de la carapace semblables à celles des Caïmans (*ibid.*, p. 33).

Genre DIPLOCYNODON Pomel, 1847

DIAGNOSE : Alligatorinae de taille modeste, avec les 3e et 4e dents mandibulaires à peu près égales, pouvant être logées dans des fosses de la mâchoire supérieure ou dans une échancrure de celle-ci ; 4e et 5e dents maxillaires prédominantes, à peu près de même forme et de même taille, l'une pouvant excéder légèrement l'autre ; développement très considérable des boucliers dorsal et ventral.

Diplocynodon sp.

En attendant la révision du matériel d'autres gisements français du même âge et d'âge voisin, nous nous bornons à signaler la présence de ce genre dans les faluns, comme il a d'ailleurs été déjà signalé à Pontlevoy (cf. BERG, 1966 : 37, pl. 3, fig. 16) ; d'après cet auteur il s'agirait de « *Diplocynodon* cf. n. sp. (aff. *rateli* bzw. *gracilis*) ». Ceci vient s'ajouter à l'attribution sous réserve à *Diplocynodon*, par L. VAILLANT, de quelques dents récoltées à Bossée et Manthelan (LECOINTRE, 1910).

INVENTAIRE

— maxillaire gauche de Pontigné (Fs 5135) ;
— jugal droit de Lasse (Fs 3502) ;
— 5 jugaux de Pontigné (Fs 3450, 3456, 3475, 5141, 5535) ;
— 2 frontaux de Pontigné (Fs 4428 et 5569) ;
— 2 pariétaux de Pontigné (Fs 5532 et 5533) ;
— 2 squamosaux incomplets de Pontigné (Fs 3450 et 3453) ;
— 4 dentaires (partie antérieure avec alvéoles des deux crocs) de Pontigné (Fs 5524, 5571, 5573, 5578) ;
— 1 surangulaire droit de Pont-Boutard (Fs 3520) ;
— 1 surangulaire gauche de Pontigné (Fs 5330) ;
— 4 angulaires de Pontigné (Fs 3249, 5131, 5134, 5526) ;
— 166 dents de Pontigné (Fs 3278, 3291 à 3297, 3299 à 3301, 3398, 3412, 3415, 3416, 3418, 3420, 3423 à 3428, 3430 à 3436, 3439, 3441, 3442, 3444, 3445, 3448, 3474, 3527 à 3531, 5412 à 5414, 5485 à 5488, 5491, 5493, 5577 à 5579, 5710 à 5852) ; Lasse (Fs 3252, 3253, 3256 à 3261, 3263, 3265 à 3270, 5570 à 5574) ; Chavaignes (Fs 5551 à 5564, 5567, 5853 à 5860) ; Noyant-sous-le-Lude (Fs 3273, 3275, 3509 à 3514, 3552) ; Dénezé-sous-le-Lude (Fs 3518) ; Cléré-les-Pins (Fs 3522, 3523, 3559, 5580, 5583, 5585) ; Savigné-sur-Lathan (Fs 5581) ; Pont-Boutard (Fs 5501 à 5511, 5513) ;
— plaques dermiques de Pontigné (Fs 3447, 3449, 3452, 3457 à 3468, 3470 à 3472, 3544 à 3546, 3548 à 3550, 5421 à 5425, 5427 à 5441, 5443, 5446, 5447, 5449 à 5452, 5454 à 5462, 5464 à 5468, 5470, 5528 et 5529) ; de Lasse (Fs 3503, 3504, 3506 et 3507) ; du bassin de Pontigné, sans indication précise de localité (Fs 5681 à 5698) ; de Dénezé-sous-le-Lude (Fs 3521 et 5522) ; de Noyant-sous-le-Lude (Fs 3515 à 3517) ; de Pont-Boutard (Fs 5498).

Description

Les dents sont courtes, presque lisses, munies de deux carènes, légèrement courbes et modérément pointues. Les antérieures sont presque aussi larges que longues, tandis que les postérieures sont de plus en plus aplaties labio-lingualement et de moins en moins courbes. Deux dents plus fortes, dites crocs, ou pseudo-canines, prédominent un peu en arrière de la suture prémaxillaire-maxillaire. Ces dents ne diffèrent que par leur taille plus importante de leurs homologues du *Diplocynodon ratelli* de Saint-Gérand-le-Puy et du *Diplocynodon* des sables de l'Orléanais et des sables de l'Armagnac.

La plupart ont la taille des plus grands spécimens du *Diplocynodon* de l'Armagnac, mais certaines les dépassent.

Le maxillaire n'est connu que par une portion postérieure (Fs 5135) qui possède encore quatre alvéoles dentaires, correspondant sans doute aux 10e à 13e dents maxillaires. La surface externe, supérieure, sculptée de rides profondes et serrées, montre la surface de contact avec la pointe antérieure du lacrymal et celle avec le nasal.

La face palatine montre l'avant de la fosse ptérygoïdienne qui dessine une curieuse ramification en golfe exactement comme chez *Diplocynodon ratelli* et à l'encontre de chez *Tomistoma.*

Le jugal, fin, allongé, légèrement sculpté, ne se distingue pas, tant par sa taille que par sa morphologie, de celui de *Diplocynodon ratelli.* Il en est de même du frontal, qui montre, toujours comme chez *Diplocynodon ratelli,* une légère participation à la fenêtre supratemporale. Le pariétal indique des fosses supratemporales de mêmes dimensions que chez le *Diplocynodon* des sables de l'Armagnac.

Le squamosal et le pariétal indiquent une suture pariéto-squamosale assez longue, comme chez le *Diplocynodon* des sables de l'Armagnac.

Le dentaire est l'os le plus caractéristique permettant de déterminer le genre. Il montre pour la 3e et la 4e dent inférieure deux alvéoles beaucoup plus grands que pour les autres dents.

Le surangulaire indique une fosse de Meckel plus reculée que chez *Tomistoma.*

L'angulaire est creux et sa face inférieure est bien arrondie, comme chez tous les spécimens de Saint-Gérand-le-Puy, des sables de l'Orléanais et des sables de l'Armagnac.

Les plaques dermiques non plus ne se distinguent pas de celles des sables de l'Orléanais et de l'Armagnac.

Famille Gavialidae Cuvier, 1807

Diagnose : Crocodiliens longirostres ou très longirostres ; pilier postorbital en position très externe, reposant sur la face dorsale de la partie principale du jugal ; jugal peu sculpté à section transversale plus ou moins isodiamétrique dans la région de la fosse infratemporale ; nasaux relativement courts et bien séparés des prémaxillaires par les maxillaires qui sont largement en contact l'un avec l'autre sur la ligne médiane de la surface supérieure du crâne ; apophyse inférieure du basioccipital à diamètre transversal ne diminuant pas vers le bas ; denture peu différenciée ; dents sveltes, aiguës, élancées et plus ou moins fortement cannelées ; surface postérieure du crâne proéminente vers le bas en direction caudale dans sa région inférieure ; épine du quadratojugal bien développée ; rostre régulièrement étroit avec un brusque élargissement du crâne au niveau des orbites ; frontal très large ; table crânienne très large ; orbites très rondes aux rebords saillants et très séparées l'une de l'autre ; fenêtres supratemporales plus ou moins

arrondies excédant légèrement la taille des orbites ; le dental ne se prolonge pas au-dessous de la fenêtre mandibulaire externe ; surface articulaire des mâchoires peu excavée.

Genre **GAVIALIS** Oppel, 1811

ESPÈCE-TYPE : *Gavialis gangeticus* (Gmelin, 1789) ; Récent ; Inde, Birmanie.

DIAGNOSE : Celle de la famille.

Gavialis sp.

INVENTAIRE : 27 dents isolées : de Pontigné (Fs 3276, 3283, 3289, 3290, 3297, 3298, 3396, 3417, 3443, 3446, 3447, 3543, 5415 à 5419, 5710), de Lasse (Fs 3250, 3254, 3494, 3496, 5575), de Noyant-sous-le-Lude (Fs 5861), de Dénézé-sous-le-Lude (Fs 5862), de Savigné-sur-Lathan (Fs 3271) et de Pont-Boutard (Fs 5506).

DESCRIPTION

Ces dents sont très fines et très allongées, acuminées, aiguës, légèrement courbes. Elles sont ornées de fines cannelures longitudinales qui s'estompent vers l'apex. Elles se distinguent à la fois des dents plus robustes et à morphologie différente de *Tomistoma*, et des dents plus petites et moins hautes de *Diplocynodon*. Elles rappellent assez celles du Gavial actuel pour qu'on puisse les rapporter au même genre.

DISCUSSION

Tandis que la présence de *Tomistoma* en Europe méditerranéenne, au Portugal et sur la façade atlantique de la France est clairement attestée depuis longtemps, celle d'une deuxième forme longirostre l'est bien moins. La question n'est cependant pas complètement nouvelle. ZBYSZEWSKI (1949 : 66-67, fig. 153 et 160) avait en effet déjà signalé la présence de dents isolées, moins massives que celles du grand *Tomistoma*, dans quelques gisements d'âge Burdigalien supérieur du bassin de Lisbonne. Il les rapporta à *Tomistoma calaritana* Capellini, dont les types proviennent du Miocène de Cagliari en Sardaigne. Dans un travail consacré à *Tomistoma lusitanica*, l'un de nous (ANTUNES, 1961 : 65, pl. X, fig. 30 à 33) a admis également la présence d'une deuxième forme ayant coexisté avec la précédente tout en étant plus rare ; sans trop s'éloigner de la détermination de ZBYSZEWSKI, quelques réserves avaient toutefois été exprimées, en classant les dents et fragments de mandibule en cause comme *Tomistoma* aff. *calaritanus* (cf. ANTUNES, *ibid.*). En effet, la ressemblance avec *calaritanus* ne paraît pas tellement convaincante, si l'on en juge d'après la description de CAPELLINI (1889) : la forme italienne serait bien à rapporter à un *Tomistoma* dont les rapports avec *eggenburgensis* seraient à revoir.

Par contre, la forme très élancée des dents et leur ornementation, particulièrement la présence de très nettes stries longitudinales, les éloignent des Crocodylidae y compris *Tomistoma*. La comparaison directe avec des dents de *Euthecodon* de quelques gisements

africains (Lybie, *Euthecodon arambourgi* ; Omo, *Euthecodon brumpti*), lesquelles sont également élancées, quelquefois même davantage, mais dépourvues d'une ornementation pareille, fait écarter tout rapprochement (l'hypothèse de l'appartenance à *Euthecodon* étant d'ailleurs à priori infirmée par la totale absence de fragments de mâchoire à alvéoles saillants, caractère typique de ce genre).

Finalement, c'est avec le genre *Gavialis* que notre petit lot de dents fines et élancées ressemble le plus. La comparaison avec plusieurs individus de *Gavialis gangeticus* inciterait même à un fort rapprochement avec l'espèce actuelle. L'état incomplet de notre matériel fossile ne permet cependant pas de caractériser sérieusement l'espèce. Aussi notre détermination s'arrêtera au niveau du genre.

Les considérations que nous venons de présenter s'appliquent également pour d'autres gisements de l'ouest de la France. Comme au Portugal, deux Crocodiliens longirostres coexistent dans des gisements à faciès fluviatile (plutôt grands fleuves), estuariens ou marins littoraux. Le Gavial dont il est question y est également moins fréquent, et demeure inconnu à l'intérieur du pays dans les petites rivières et lacs où les seuls Crocodiliens sont des *Diplocynodon*.

II. — DISCUSSION

Comme nous l'avons montré, trois formes de Crocodiliens sont représentées dans les faluns, deux longirostres et une brévirostre.

La plus commune des formes longirostres est étroitement apparentée à des Crocodiliens très répandus au Miocène inférieur et moyen dans des régions de l'Europe situées à la périphérie de la Paléoméditerranée et de l'Atlantique, pénétrant quelquefois un peu plus à l'intérieur ; cette forme a été rapportée depuis longtemps à *Tomistoma* (comprenant ou non *Gavialosuchus* Toula & Kail, 1885, mais en tout cas plaçant ce dernier en position très voisine du point de vue systématique). Ultérieurement, une tendance, qui a été discutée ailleurs (Antunes, 1987), s'est manifestée dans le sens du rapprochement avec les Gavialidés. L'analyse des caractères invoqués par les auteurs montre, à notre sens, que les Crocodiliens en question sont bien plus proches de *Tomistoma*.

Plusieurs espèces de *Tomistoma* ont été décrites, fondées souvent sur du matériel fragmentaire et dans l'ignorance des variations individuelles et des changements de nature ontogénique. Une révision réduira peut-être le nombre des espèces. À ce jour, *Tomistoma lusitanica* est l'espèce décrite d'après le matériel le plus complet ; elle semble valable.

Ainsi, nous réitérons l'opinion précédente d'Antunes (1961), en classant le Crocodilien longirostre le plus commun des faluns comme *Tomistoma* cf. *lusitanica*. En tout état de cause, et comme il a été écrit à propos d'un fossile récolté à Polastron, rapporté par ses descripteurs à *Gavialosuchus* sp., il « se rapproche beaucoup de la forme du Portugal » (Buffetaut *et al.*, 1984 : 116). Aucun caractère significatif ne permet leur distinction dans l'état actuel des connaissances.

Un type dentaire très différent, correspondant à quelques dents très sveltes, très aiguës et finement cannelées, indique dans les faluns une autre forme de Crocodilien longirostre,

Gavialis, qui est même plus longirostre que *Tomistoma*. La situation est semblable à celle observée pour le Burdigalien et le Langhien de Lisbonne, où des dents du même type ont été rapportées à *Tomistoma calaritanus* par ZBYSZEWSKI (1949 : 66-67) (mais qui n'appartiennent pourtant pas à l'espèce décrite par CAPPELINI). Nous avons pensé qu'il s'agissait de Gavialidé, hypothèse d'autant plus vraisemblable que la distribution géographique de ces animaux est énorme (et beaucoup plus vaste qu'on ne le pensait jadis) et, d'autre part, que les échanges faunistiques entre l'Europe et leur principal centre de dispersion — le sous-continent Indo-Pakistanais et le sud-est de l'Asie — sont maintenant bien connus. On peut même l'inclure dans le genre *Gavialis*.

Enfin, le troisième Crocodilien représenté dans la faune des faluns doit appartenir au genre *Diplocynodon*. La détermination au rang de l'espèce est possible, compte tenu notamment du rapprochement avec les *Diplocynodon* sans doute conspécifiques et représentés par un matériel bien plus complet retrouvé dans le Miocène de l'Orléanais et de l'Armagnac. Il vaut mieux donc attendre l'étude de ces pièces splendides avant d'essayer d'aller plus loin sur la seule base des récoltes médiocres faites dans les faluns.

En somme, la faune crocodilienne des faluns comprend deux formes longirostres immigrées en Europe au Miocène inférieur à côté d'une relique des faunes éocènes représentée par le seul genre ayant franchi le seuil de la Grande Coupure :

— *Tomistoma* cf. *lusitanica* (Vianna & Moraes, 1945) ;
— *Gavialis* sp.
— *Diplocynodon* sp., probablement la même espèce que celle du Miocène de l'Orléanais et de l'Armagnac.

III. — RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE DES CROCODILIENS DES FALUNS

Dans le bassin du Tage (région de Lisbonne), *Tomistoma* apparaît peut-être à l'Aquitanien et existe sûrement au Burdigalien inférieur ; il est très commun au Burdigalien moyen, au Burdigalien supérieur et au Langhien ; il demeure inconnu au Serravallien ; sa présence est exceptionnelle au Tortonien inférieur (un seul individu) ; on ne l'a jamais retrouvé dans des niveaux plus élevés.

En Algarve, *Tomistoma* est connu au Miocène inférieur (Formation de Lagos-Portimas), ainsi que vers la partie supérieure du Miocène moyen (sables de Olhos de Agua), mais jamais plus haut malgré le fait que le Miocène supérieur y soit bien développé et que les recherches ont été actives.

En France, *Tomistoma* n'est pas connu avant la transgression de la mer des faluns en Touraine et en Anjou. Les fossiles ici décrits sont les plus anciens de France. La présence de *Tomistoma* est donc liée à une expansion marine. Dans le bassin d'Aquitaine, une dent postérieure assez typique a été récoltée il y a quelques années dans le gisement du Mouné, à Castelnau d'Arbieu (Gers) lors d'une fouille faite par L. GINSBURG, P. JANVIER, C. DE MUIZON et P. TASSY. Le gisement est d'âge MN5, donc plus ou moins contemporain des faluns langhiens du bassin de la Loire. Plus haut a été seulement retrouvé le maxillaire de Polastron,

gisement situé stratigraphiquement très légèrement au-dessous de Sansan. La présence du dernier *Steneofiber* autorisait à placer ce gisement dans la partie la plus sommitale de la MN5.

Le genre *Gavialis* apparaît dans le Burdigalien marin de Lisbonne et monte dans le Langhien. En France, il apparaît avec la transgression langhienne de la mer des faluns. Plus haut, nous ne l'avons reconnu que dans le gisement du Mouné, à Castelnau d'Arbieu (MN5), où une dent caractéristique coexistait avec la dent citée plus haut de *Tomistoma* et un lot plus important de dents de *Diplocynodon*.

Par contre, le genre *Diplocynodon* est connu en Europe depuis l'Éocène moyen (cf. Berg, 1966) et est particulièrement bien représenté dans l'Oligocène et le Miocène inférieur des Limagnes, où il est même le seul Crocodilien présent. Il est aussi le seul représentant du groupe dans les sables continentaux de l'Orléanais et de l'Armagnac. C'est un animal nettement inféodé à un millieu lacustre et fluviatile. Sa présence, et même sa surabondance, dans les dépôts marins faluniens ne doit pas faire illusion. Comme plus de la moitié de la faune de Mammifères des faluns, c'est une forme en partie remaniée (Ginsburg, 1972) et en partie transportée. L'origine des pièces remaniées est simple à retrouver : ce sont les sables continentaux sous-jacents aux faluns, dits sables du synclinal d'Esvres (Ginsburg, 1988), où L. Ginsburg et P. Janvier ont trouvé, dans le niveau continental du gisement de La Brosse, des dents typiques de *Diplocynodon*. Une autre partie de la faune mammalienne des faluns est contemporaine de la « mer des faluns » mais transportée par des fleuves côtiers. C'est le cas des formes d'âge postérieur aux sables du synclinal d'Esvres retrouvées dans les faluns, tels que le Primate plus ou moins arboricole *Pliopithecus piveteaui*, les Carnivores *Protictitherium crassum*, *Hemicyon* cf. *sansaniensis*, *Plithocyon* cf. *armagnacensis*, *Mionictis dubia*, *Pseudaelurus quadridentatus*, le Rhinocérotidé *Brachypotherium brachypus*, le Suidé *Bunolistriodon lockharti*, les Tragulidés du genre *Dorcatherium*, les Ruminants *Dicrocerus elegans*, *Palaeomeryx lathanensis*, *Eotragus* cf. *sansaniensis* et les Proboscidiens *Deinotherium* et *Gomphotherium*. Il n'est donc pas besoin d'invoquer un changement d'écologie pour expliquer la présence de restes de *Diplocynodon* dans les dépôts marins des faluns. Les apports riverains suffisent.

Mais quelle est la proportion de pièces remaniées de terrains plus anciens et de pièces transportées à l'époque dans la population de *Diplocynodon* des faluns ? C'est une question difficile à résoudre, car si avant le dépôt des faluns le genre *Diplocynodon* est très abondant en Europe, il a à peu près complètement disparu après. Au Langhien même, il existe encore, puisqu'il a été signalé dans les faluns du sud de la Loire, à Bossée en Touraine proprement dite (Comtesse Lecointre, 1910), dans une région où il n'y a pas de remaniements du Miocène inférieur, et que nous l'avons retrouvé à Castelnau-d'Arbieu (cf. plus haut).

M. D. Harène a trouvé aux Beilleaux, dans des couches intermédiaires entre le falun typique et les sables continentaux, quelques beaux restes de *Diplocynodon* associés à une dent typique et quelques ossements de *Tomistoma* cf. *lusitanica*. On peut penser que ces couches sont contemporaines de la mer des faluns mais antérieures à l'installation du régime de dépôt sableux coquillier ou calcareux à Bryozoaires. Ce sont sans doute des couches plus ou moins lacustres ou temporairement lagunaires déposées en bordure de la mer. Quoiqu'il en soit cette découverte montre bien que le *Tomistoma* et le *Diplocynodon* ont coexisté dans le bassin de la Loire.

À la même époque, ou à peine après, on a la même association *Diplocynodon-Tomistoma-Gavialis* au Mouné. Le genre *Diplocynodon* a donc bien existé à la MN5, et on admettra qu'au

moins une certaine proportion des pièces retrouvées dans les faluns est contemporaine de ce dépôt.

IV. — ÉCOLOGIE

À Lisbonne, *Tomistoma* apparaît communément, associé d'ailleurs à quelques Gavialidés, dans des contextes non franchement marins. Excepté le seul individu récolté dans les assises marines littorales du Tortonien inférieur, aucun reste clairement non remanié n'a été vu dans des couches à faciès marin. Presque tout le matériel provient de faciès d'estuaires et surtout fluviatiles comme ceux du Burdigalien (jusqu'au Burdigalien tout à fait supérieur) et du Langhien. Les assises fluviatiles ont livré des mammifères non marins associés à de nombreux poissons en principe dulçaquicoles, tropicaux, dont des *Lates* (exigeant d'importantes masses d'eau bien oxygénées) et des Bagridés. Par contre, les restes de poissons marins s'y réduisent à des dents et d'autres éléments roulés, remaniés sans doute de couches sous-jacentes. Les rares vertèbres de *Lates* dans des dépôts marins littoraux semblent indiquer des remaniements dans le sens inverse.

En bref, les Crocodiliens en cause habitaient de grands fleuves, particulièrement près de l'embouchure ; une contre-épreuve en est donnée par l'absence totale de restes de Crocodilien dans les dépôts en partie synchrones du bassin de Madrid (communication orale de Jorge Morales), où il y a des faciès fluviatiles très étendus mais qui correspondent probablement à des régimes très irréguliers dans une région qui était certainement plus aride.

À Lisbonne, sur les mêmes lieux, les grands *Tomistoma* prédominaient largement sur d'autres Crocodiliens longirostres (apparemment de véritables gavials), lesquels auraient pu être plus strictement ichtyophages. Par contre, la présence de *Diplocynodon* n'a pas été démontrée.

En Algarve, de très rares dents (trois contre des milliers de dents de poissons) proviennent du Miocène inférieur à moyen, et de couches marines littorales. La seule dent de Olhos de Agua (Serravallien ?) y est associée à des ossements de Cétacés très roulés, des os et dents également très roulés de Siréniens et de poissons marins, à des huîtres (*Gryphaea griphoides*), Pectinidés et balanes correspondant à une région littorale sableuse ou plutôt à l'embouchure d'un fleuve ; la présence d'une vertèbre de *Lates* est à noter.

En somme, les *Tomistoma lusitanica* habitaient de grands fleuves où ils se nourrissaient de poissons, même de grosse taille (une preuve en est la présence d'une vertèbre de *Lates* contenue dans un coprolithe), mais pouvant s'attaquer à d'autres proies, mammifères en particulier. Ils se tenaient souvent près des embouchures, en faisant éventuellement des incursions en mer. Ce dernier point est important, car l'on voit que leur dispersion géographique devait être facile.

En ce qui concerne le *Tomistoma* des faluns, des conditions semblables lui ont été propices, des rivages de la mer aux embouchures des fleuves, et même plus à l'intérieur si les fleuves offraient des conditions favorables (grands volumes d'eau, eaux permanentes, climat tropical, nourriture abondante), comme ce serait le cas, au moins épisodique, pour Castelnau d'Arbieu et pour Polastron.

À ce sujet, le réexamen de la pièce de Polastron offre un intérêt supplémentaire. La pièce, un fragment de maxillaire gauche avec quatre alvéoles dentaires, est assez bien conservée avec, en particulier, l'ornementation de sa surface externe bien nette. Or, longeant la suture maxillo-nasale, la partie supérieure porte des traces évidentes d'usure par des dents de gros rongeur ayant entamé la surface de l'os sur 1 à 6 mm de profondeur. On observe de véritables cannelures à fond plat dont la largeur peut indiquer les dimensions et dans une certaine mesure la forme des dents qui ont attaqué la pièce. Les dents en cause auraient eu une surface externe plate et une largeur de 5 à 6 mm. Elles correspondent manifestement aux incisives supérieures du gros Castoridé *Steneofiber depereti carnutense* (à Baigneaux, la largeur des incisives de *St. depereti carnutense* va de 6,1 à 7,4 mm, cf. GINSBURG, 1971), qui est connu dans des dépôts contemporains. D'autres traces semblables, mais moins développées, sont visibles des deux côtés de l'alvéole le plus antérieur et à l'angle postéro-externe de l'alvéole le plus postérieur. L'absence de traces des incisives inférieures semble indiquer que la pièce était plus complète au moment de l'attaque par les Castoridés, conservant des restes encore en connexion des nasaux qui pourraient avoir été détachés par cette action, ou après. Les castors aiguisant leurs incisives sur du matériel dur (bois, os), il apparaît que le *Tomistoma* se trouvait sur une berge, probablement déjà déchiqueté et décharné, ce que pourrait confirmer la perte des dents. Ceci évoque le transport d'une partie du cadavre à la décrue d'un fleuve. Ce détail confirme qu'il s'agit d'un dépôt fluviatile.

Par contre, les *Diplocynodon*, de moindre taille et vraisemblablement moins exigeants du point de vue thermique, comme les Alligatorinés modernes, pourraient avoir colonisé des environnements plus restreints à l'intérieur.

CONCLUSIONS

L'étude de restes de Crocodiliens choisis parmi les mieux conservés appartenant à des récoltes dans les faluns de l'Ouest de la France permet d'arriver aux conclusions suivantes :

1. Les pièces de grande taille appartiennent à un Crocodilien longirostre rapporté à *Tomistoma* cf. *lusitanica* (Vianna & Moraes, 1945).
2. Le « *Gavialosuchus* » sp. de Polastron doit appartenir à la même forme.
3. Le genre *Gavialosuchus* doit tomber en synonymie devant *Tomistoma.*
4. Des pièces plus rares correspondent à un autre Crocodilien longirostre devant être rapportées sans trop de difficultés à *Gavialis* cité ici pour la première fois ; il s'agit sans doute de la même forme qui vivait au Portugal vers la même époque.
5. D'autres pièces, à la fois les plus abondantes et les plus petites, indiquent la présence d'une espèce du genre *Diplocynodon*, vraisemblablement la même qui est représentée dans le Miocène de l'Orléanais. Une partie provient du remaniement de sables sous-jacents d'âge orléanien et une partie est contemporaine du dépôt falunien. On ignore la proportion relative des deux ensembles.
6. Les *Tomistoma* de France sont plus ou moins contemporains de leurs homologues du Portugal ; il en est de même pour des formes affines d'Autriche, Sardaigne, Italie et Malte, notamment.

7. Les données concernant l'ensemble des gisements indiquent que les *Tomistoma* fréquentaient des environnements avec d'importantes masses d'eau : fleuves, estuaires/embouchures, et probablement aussi des régions côtières de la mer.

8. L'habitat normal des *Diplocynodon* était différent : rivières, mares et lacs à l'intérieur du pays.

9. L'ensemble des données fait penser que les *Tomistoma* étaient des formes typiquement tropicales, comme les Gavialidés ; leur extinction en Europe, vers le Miocène supérieur (ou même plus tôt, selon les régions) est sans doute en rapport avec le refroidissement qui s'est alors produit.

Remerciements

Nous avons le plaisir de remercier quelques collègues sans l'aide desquels cet article aurait été plus difficile à réaliser : ce sont J. Morales, du « Museo Nacional de Ciencias Naturales » de Madrid, pour des renseignements concernant les Vertébrés miocènes de la région de Madrid, F. Steininger, de l'Université de Vienne, qui nous a procuré des photographies du type de *Tomistoma eggenburgensis*, et M. F. Juilliard qui nous a confié le maxillaire du Crocodilien de Polastron, sans oublier ceux qui ont donné au Muséum des collections de Crocodiliens des faluns (M. H. Bucher, M. D. Harêne) ou nous ont prêté leurs collections pour étude (M. Arnaud, M. F. Levêque et M. D. Pouit). Nous tenons aussi à remercier Mmes J. Brondel et E. Molin qui ont assuré la frappe de ce texte, M. D. Serrette qui l'auteur des photographies et Mme F. Pilard qui a monté les planches.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Antunes, M. T., 1961. — *Tomistoma lusitanica*, crocodilien du Miocène du Portugal. *Revta Fac. Ciênc. de Lisboa*, 2e série, C, **9** (1) : 3-88.

— 1987. — Affinities and taxonomical status of miocene longirostrine crocodilians from western Europe, with remarks on phylogeny, paleoecology and distribution. *Comunções Servs geol. Port.*, Lisboa, **73** (1-2) : 49-58.

Auffenberg, W., 1954. — Additional specimens of *Gavialosuchus americanus* (Sellards) from a new locality in Florida. *Q. Jl. Fla Acad. Sci.*, **17** (4) : 185-209.

— 1957. — Notes on fossil Crocodilians from Southeastern United States. *Q. Jl. Fla Acad. Sci.*, **20** (2) : 107-113.

Berg, D. E., 1966. — Die krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus* ?, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. *Abh. hess. Landesamt. Bodenforsch.*, Wiesbaden, **52** : 3-105.

Buffetaut, E., F. Crouzel, F. Juillard & F. Stigliani, 1984. — Le Crocodilien longirostre *Gavialosuchus* dans le Miocène moyen de Polastron (Gers, France). *Geobios*, Lyon, **17** (1) : 113-117.

Capellini, G., 1889. — Sul coccodrilliano gavialoïde (*Tomistoma calaritanus*) scoperto nella collina di Cagliari. *Memorie R. Accad. Lincei*, Cl. Sc. Fis. Mat. Nat., sér. 4, 7.

Ginsburg, L., 1971. — Sur l'évolution des *Steneofiber* (Mammalia, Rodentia) en France. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **272** : 2159-2161.

— 1972. — Sur l'âge des Mammifères des faluns miocènes du nord de la Loire. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **274** : 3345-3347.

— 1988. — La faune des Mammifères des sables miocènes du synclinal d'Esvres (Val-de-Loire). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **307** : 319-322.

KALIN, J., 1955. — Crocodylia. *In* Traité de Paléontologie, V : 695-784, Masson édit., Paris.

LECOINTRE, H. D. Comtesse P., 1910. — Les formes diverses de la vie dans les faluns de la Touraine (neuvième suite). Les sauriens des faluns de la Touraine. *Feuille jeun. Nat.*, Paris, 4ᵉ série, **40** (479) : 169-171.

MOOK, C. C., 1921. — Skull characters of recent Crocodilia with notes on the affinities of the recent genera. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **43** (13) : 123-268.

— 1924. — Further notes on the skull characters of *Gavialosuchus americana* (Sellards). *Am. Mus. Novit.*, (155).

MÜLLER L., 1927. — Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den wüsten Aegypten. V. Tertiäre wirbeltiere. 1. Beiträge zur Kenntniss des krokodilier des ägyptischen tertiäre. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, Math.-Nat., **31**.

TOULA, F., & J. KAIL, 1885. — Ueber einen Krokodilschädel aus der Tertiarablagerungen von Eggensburg, in Nieder Oesterreich. *Denkschr. K. Akad. Wiss, Wien*, **50** : 299-356.

VIANNA, A., & A. MORAES, 1945. — Sur un crâne de crocodile fossile découvert dans le Miocène de Lisbonne. *Bolm. Soc. geol. Port.*, Porto, **4** (3) : 161-170.

ZBYSZEWSKI, G., 1949. — Les Vertébrés du Burdigalien supérieur de Lisbonne. *Ser. Geol. Portugal*, Lisboa, 77 p.

PLANCHE I

Tomistoma cf. *lusitanica*

1 — Frontal de Pontigné (Fs 5139).
2 — Jugal gauche des Beilleaux (coll. HARÊNE LBS 628).
3 — Squamosal droit de Pontigné (coll. ARNAUD).
4 — Plaque dorsale de Pont-Boutard (coll. LEVÊQUE).

Diplocynodon sp.

5 — Frontal des Beilleaux (coll. HARÊNE LBS 624).
6 — Jugal gauche de Pontigné (Fs 5141).

Toutes les figures de cette planche sont en grandeur naturelle.

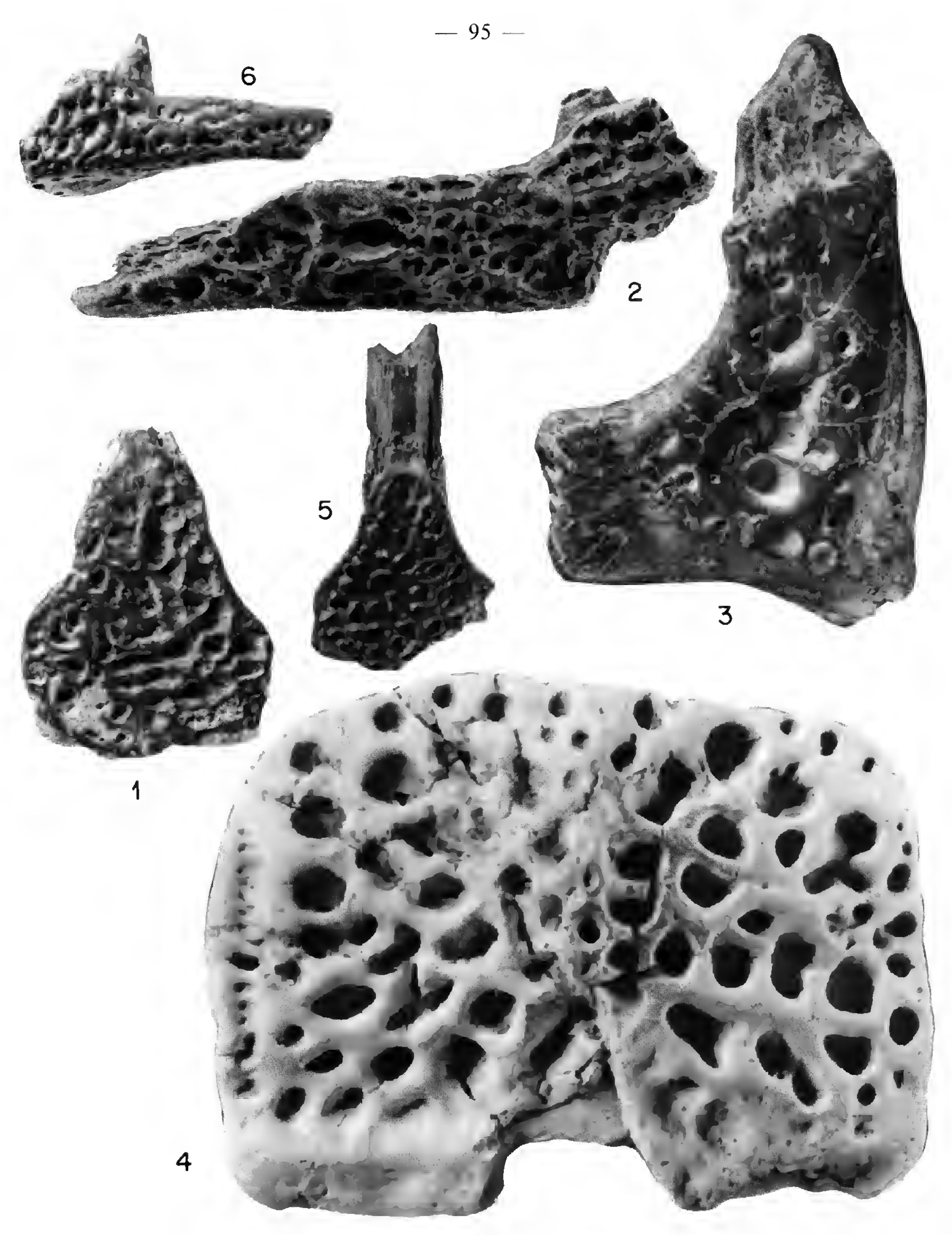


PLANCHE I

PLANCHE II

Tomistoma cf. *lusitanica*

Maxillaire gauche de Polastron (Gers), montrant des traces d'usure par des dents de Castoridés. Les traits interrompus délimitent les parties rongées manquantes. a — vue latérale (× 1) ; b — vue supérieure (× 1).



PLANCHE II

Planche III

Diplocynodon sp.

1. — Prémaxillaire gauche de Pontigné (Fs 5524) : face inférieure (× 1).
2. — Dent de Pontigné (Fs 5292) : face antérieure (× 1).
3. — Dent de Lasse (Fs 3252) : face postérieure (× 1).
4. — Dent de Pontigné (Fs 3294) : face postérieure (× 1).
5. — Dent de Lasse (Fs 3265) : face latérale (× 1).
6. — Dent du Grand Trouvé à Pontigné (Fs 3277) : face latérale (× 1).

Gavialis sp.

7. — Dent du falun de la Brosse à Dénezé-sous-le-Lude (Fs 5862) : face latérale (× 1).
8. — Dent de Pontigné (Fs 5419) : face postérieure; a (× 1), b (× 2).
9. — Dent de Lasse (Fs 3254) : face médiane; a (× 1), b (× 2).
10. — Dent de Pontigné (Fs 3283) : face médiane; a (× 1), b (× 2).

Tomistoma cf. *lusitanica*

11. — Dent de Pont-Boutard (Fs 5420) : face postérieure (× 1).
12. — Dent de Pontigné (Fs 5288) : face postérieure (× 1).
13. — Dent de Pontigné (Fs 5490) : face latérale (× 1).
14. — Dent de Lasse (Fs 3251) : a, face médiane; b, face occlusale (× 1).
15. — Dent de Pontigné (Fs 3282) : a, face médiane; b, face occlusale (× 1).
16. — Dent de Pontigné (Fs 3280) : face latérale (× 1).
17. — Dent du Grand Trouvé à Pontigné (Fs 3279) : face antérieure (× 1).
18. — Dent des Beilleaux (coll. Harêne LBS 645) : face antérieure (× 1).

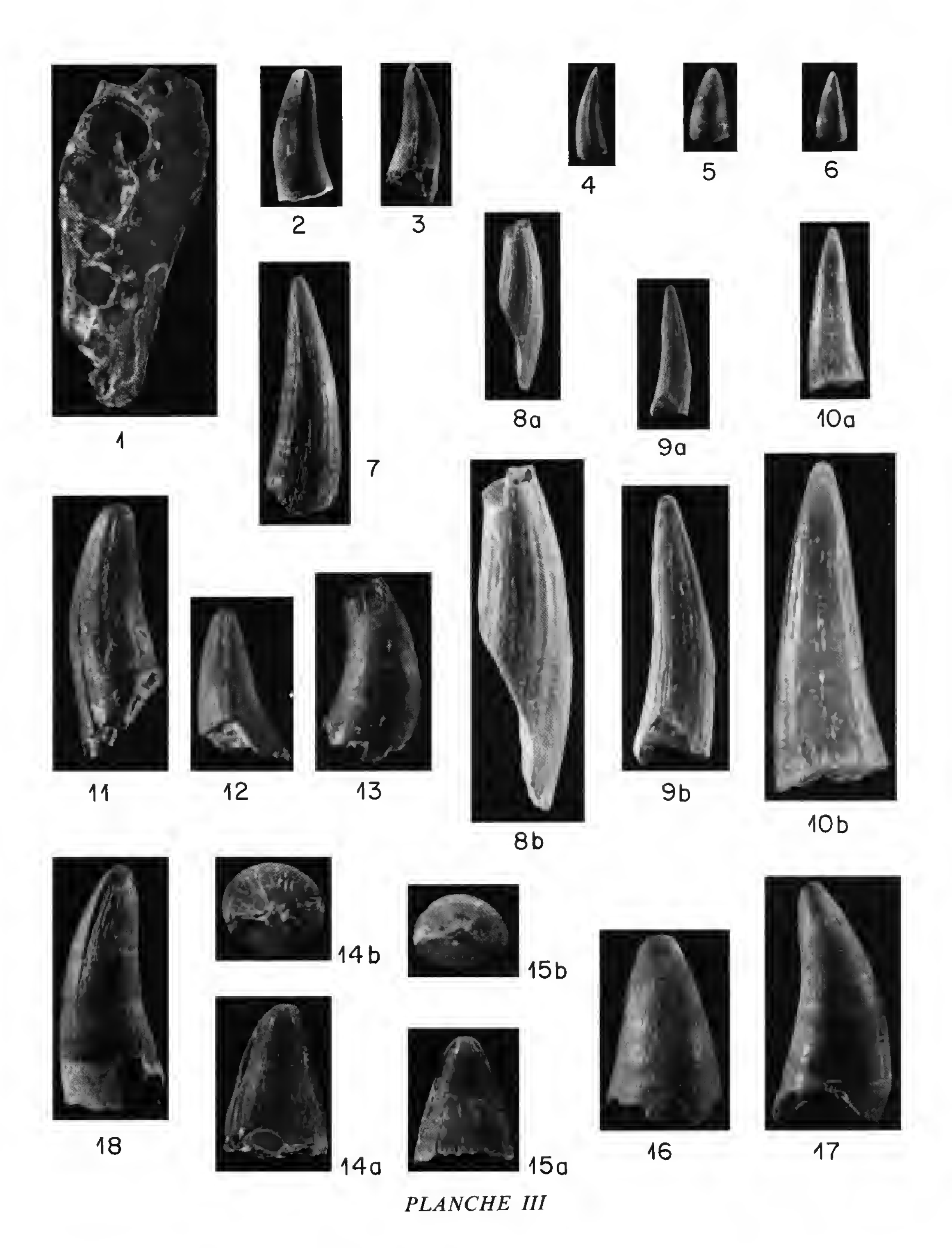


PLANCHE III

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section C, n° 2 : 101-121.

Les mammifères des sables du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire)

par Léonard GINSBURG

Résumé. — L'étude de nouveaux matériaux provenant du gisement des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan amène à ajouter à la liste des carnivores du gisement *Amphicyon giganteus carnutense* et *Hemicyon hareni* nov. sp. L'étude d'*Amphicyon giganteus* amène à diviser cette forme en trois sous-espèces : *A. giganteus laugnacensis* nov. ssp. de l'Agénien, *A. giganteus carnutense* de l'Orléanien inférieur et *A. giganteus giganteus* de l'Orléanien supérieur. Les deux petits Amphicyonidés du genre *Cynelos* s'apparentent plus avec ceux de Saint-Gérand-le-Puy, *C. lemanensis* et *C. rugosidens*, qu'avec ceux de Wintershof-West. Chez les Artiodactyles, *Procervulus dichotomus savignensis* doit tomber en synonymie devant *P. dichotomus praelucinus*, du gisement de Wintershof-West en Bavière. La comparaison des listes fauniques des deux gisements montre que Wintershof-West est légèrement plus récent que les Beilleaux. En particulier des formes comme *Cainotherium laticurvatum, Xenohyus venitor* et *Andegameryx andegaviensis* sont connues aux Beilleaux et dans des gisements plus anciens mais sont inconnues à Wintershof-West. Une liste complète des mammifères des Beilleaux est donnée, avec 31 espèces.

Mots-clés. — Mammifères, Miocène, France, Évolution, Biostratigraphie.

Abstract. — New material from continental sands of Les Beilleaux at Savigné-sur-Lathan (Val de Loire) is described. Two new forms are described from this place : *Amphicyon giganteus carnutense* and *Hemicyon hareni* nov. sp., a very small species, ancestor of *H. stehlini* from Upper Orleanian. The study of *Amphicyon giganteus* leads to consider three subspecies : *A. giganteus laugnacensis* nov. ssp. from Agenian, *A. g. carnutense* from the lower Orleanian and *A. giganteus giganteus* from Upper Orleanian. The two small Amphicyonids *Cynelos* from Les Beilleaux are nearer *Cynelos* of Saint-Gérand-le-Puy than the Wintershof-West ones and have to be called *Cynelos lemanensis* var. and *Cynelos* aff. *rugosidens*. Among Artiodactyla, *Procervulus dichotomus savignensis* Ginsburg *et al.*, 1985, is a junior synonym of *P. dichotomus praelucinus* Obergfell, 1957. Finally there are 31 species at Les Beilleaux. By comparison with Mammal faunas, Les Beilleaux is older than Wintershof-West.

Key-words. — Mammals, Miocene, France, Evolution, Biostratigraphy.

L. GINSBURG, *Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Dans la région de Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire) et de Noyant-sous-le-Lude et Pontigné (Maine-et-Loire) apparaissent sporadiquement, sous les faluns marins du Miocène moyen, des sables continentaux riches en restes de Mammifères terrestres. Nombre de ces restes ont été retrouvés à l'état remanié dans le falun sus-jacent, mélangés à des restes de Mammifères contemporains du dépôt de la mer des faluns (GINSBURG, 1972). Les sables continentaux se sont déposés dans la gouttière pré-existante du synclinal d'Esvres où on les suit de Pont-Boutard à Pontigné (L. GINSBURG *et al.*, 1982). Le gisement le plus riche est celui des Beilleaux, dont la faune

a fait l'objet de diverses études (COLLIER et HUIN, 1979; CABARD *et al.*, 1980; DINEUR et GINSBURG, 1986; GINSBURG *et al.*, 1981*a*, 1981*b*, 1985, 1988). Le gisement fut fouillé pendant assez peu de temps, juste après l'ouverture — ou l'agrandissement — de la falunière des Beilleaux, dans des conditions un peu difficiles, l'horizon fossilifère se trouvant sensiblement au niveau de la nappe phréatique. Celle-ci est ensuite rapidement remontée, rendant le gisement totalement inaccessible (communication orale de J. HUIN). Il n'y a donc guère d'espoir aujourd'hui d'obtenir de nouveaux matériaux. L'étude des collections HUIN et LOCHER semblait donc devoir clore la liste faunique et les discussions sur l'âge des Beilleaux. Mais la collection HARÊNE, dont nous avons eu récemment connaissance, contient assez d'éléments originaux pour justifier une nouvelle étude. Tel est le sujet du présent article.

SYSTÉMATIQUE

Ordre CARNIVORA Bodwich, 1821

Famille AMPHICYONIDAE Trouessart, 1885

Genre **AMPHICYON** Lartet, 1836

Amphicyon giganteus (Schinz, 1825)

Amphicyon giganteus carnutense Antunes et Ginsburg, 1977

MATÉRIEL DES BEILLEAUX : P^4 gauche (coll. HARÊNE, LBS 4177) = 31,3 × 17,1 mm ; M^2 gauche (coll. HARÊNE, LBS 4178) = 22,2 × 32,9 mm ; M_1 droite (coll. HARÊNE, LBS 4179) = 32,0 × 15,55 mm. — Cubitus droit proximal (don HARÊNE Fs 5865) : DAP au bec de l'apophyse coronoïde = 30,4 mm.

DESCRIPTION

Les trois pièces dentaires correspondent bien morphologiquement et dimensionnellement à *A. giganteus*.

P^4 est épaisse et dominée par la pointe du paracône. En avant se trouve un petit parastyle en saillie, et le protocône est assez effacé.

La M^2 est caractérisée par l'importance du cingulum interne qui ceinture toute la partie linguale de la dent. Le protocône est bas et ses deux ailes, antérieure et postérieure, sont très courtes, se reliant rapidement à un paraconule et à un métaconule importants. Le paracône et le métacône sont hauts ; le paracône est cependant plus haut que le métacône qui est, en comparaison, réduit. Un petit cingulum se trouve en avant du paracône, des deux côtés de la crête antérieure de ce tubercule. Le bord antérieur de la dent est marqué par une saillie au niveau du paraconule, tandis que le bord postérieur est concave au niveau du métaconule.

Sur la M_1, le métaconide est faible et bien plaqué contre la paroi linguale du protoconide. L'hypoconide est haut et tranchant ; l'entoconide et l'entoconulide sont réduits.

L'effacement du protocône de M^1 au profit du paraconule et du métaconule, l'importance du cingulum de cette même M^1 sont les caractères les plus typiques d'*A. giganteus*. À l'intérieur de l'espèce, la petitesse de la partie linguale de M_1 caractérise la sous-espèce *A. giganteus carnutense*.

Le cubitus a la morphologie d'*Amphicyon major* et se distingue bien des *Cynelos* par la minceur de la face antérieure de l'olécrâne, juste au-dessus de la grande cavité sigmoïde. Sa petite taille indique qu'il a appartenu à un sujet femelle.

Rapports et différences

Traditionnellement, les Amphicyons ont été placés parmi les Canidae, en raison de leur denture qui est très proche de celle des chiens. Le nom de genre choisi par Lartet est d'ailleurs significatif et la première pièce découverte (la M^1 d'Avaray type d'*A. giganteus*) a été publiée par Cuvier (1824) sous le nom de « chien gigantesque ». Ginsburg (1961) et Kuss (1965) les placent encore parmi les Canidae. Cependant, J. R. Hough (1948) a montré que la région auditive était de type ursoïde et S. J. Olsen (1960) a été le premier à la suivre en plaçant les Amphicyoninae parmi les Ursidae. De Bonis (1973) les a isolés dans une famille particulière, les Amphicyonidae, mais place cette famille à l'intérieur des Canoidea, considérant que les caractères de type ursoïde retrouvés chez les Amphicyoninae sont des parallélismes avec les Ours. Nous verrons au contraire dans la structure de la région auditive (cf. Ginsburg, 1966),

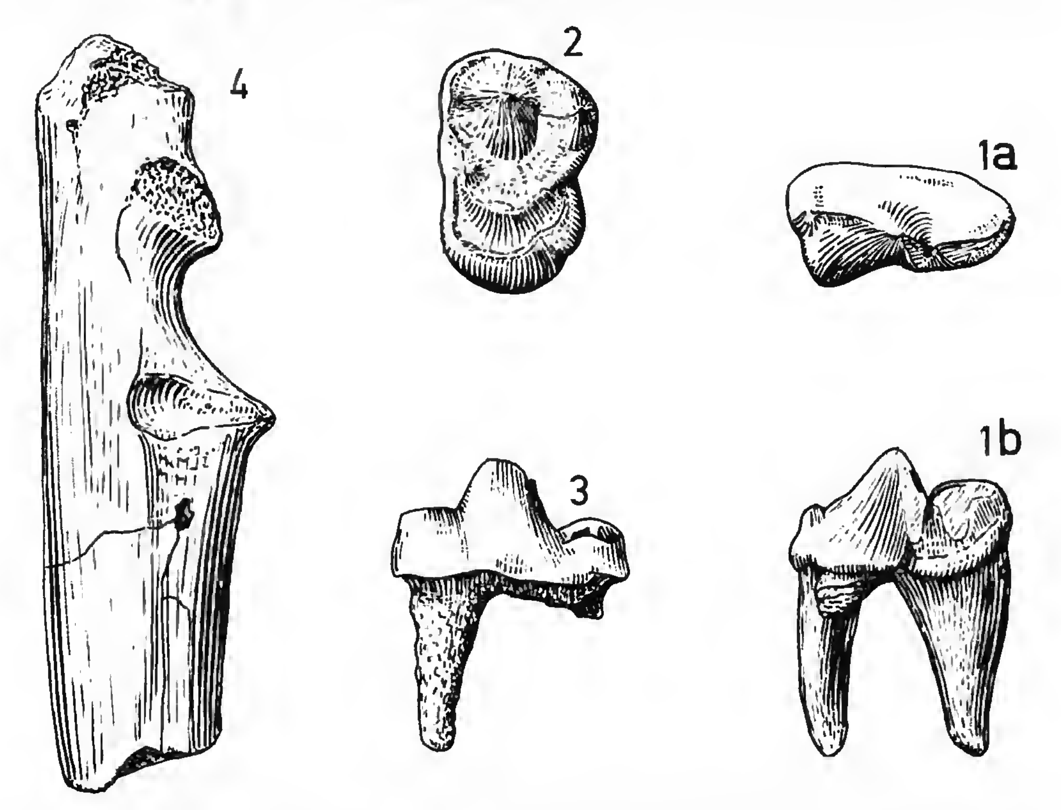


Fig. 1-4. — *Amphicyon giganteus carnutense* : 1, P^4 gauche (coll. Harêne LBS 4177) : a, face occlusale ; b, face linguale (× 1) ; 2, M^2 gauche (LBS 4178), face occlusale (× 1) ; 3, M_1 droite (LBS 4179) ; face linguale (× 1) ; 4, cubitus droit (Fs 5865), face latérale (× 1).

ainsi que dans les trajets de la circulation veineuse intracrânienne (GINSBURG, 1977), des caractères apomorphes propres aux Ursoidea, tandis que les caractères dentaires de type *Canis* observés chez les Amphicyoninae sont des restes communs hérités, ou plésiomorphes, avec les Canoidea, avant la séparation des deux superfamilles. L'analyse cladistique (GINSBURG, 1982) a montré qu'il fallait regrouper en un même ensemble les Amphicyons, les Pandas, les Ours et les Otaries sous le même chapeau commun des Ursoidea. Cette superfamille comprend donc quatre familles : les Amphicyonidae, les Ailuridae, les Ursidae (réunissant les Ours vrais et le grand Panda *Ailuropoda melanoleuca*) et les Otariidae.

Au niveau générique, le genre *Amphicyon*, décrit d'abord au Miocène moyen, semble bien exister en Europe depuis au moins le Miocène inférieur. Les ressemblances entre nos pièces des Beilleaux et le maxillaire de Laugnac figuré sous le nom d'*Amphicyon* cf. *astrei* par DE BONIS (1973, pl. IX, fig. 9) sont particulièrement frappantes. Les deux P^4 ont notamment en commun le très rare petit parastyle bien individualisé en avant du paracône et ne diffèrent que par la position du protocône, plus en retrait sur la forme des Beilleaux . Mais ces caractères sont sujets à variation comme on peut le voir sur les trois P^4 d'*A. giganteus* de Baigeaux-en-Beauce figurées par GINSBURG et ANTUNES (1968, pl. I, fig. h, i, j). Les caractères de M^2 sont encore plus probants : le protocône à position centrale, à la fois bas, réduit et pointu, le paraconule et le métaconule bien individualisés, enfin le bourrelet cingulaire énorme et de section parfaitement arrondie sont pratiquement identiques sur les deux formes. Seules, les pointes externes, paracône et métacône, sont plus élevées sur la pièce des Beilleaux. Nous verrons donc dans la pièce de Laugnac une forme primitive d'*A. giganteus* que nous nommerons : *Amphicyon giganteus laugnacensis* nov. ssp. avec pour diagnose : « Sous-espèce primitive d'*Amphicyon giganteus*, se distinguant d'*A. giganteus carnutense* par une plus faible hauteur du paracône et du métacône de M^2 ». La pièce type sera le maxillaire de Laugnac figuré par DE BONIS (1973, pl. IX, fig. 9).

L'espèce *Amphicyon giganteus* comprend finalement trois sous-espèces stratigraphiques qui sont :

— *Amphicyon giganteus laugnacensis* : MN2 ;
— *Amphicyon giganteus carnutense* : MN3 ;
— *Amphicyon giganteus giganteus* : ?MN4a (Artenay), MN4b (Baigneaux-en-Beauce), MN5 (Pontlevoy, falun d'Ajou).

Une autre forme pourrait appartenir au même groupe : c'est l'*Amphicyon olisiposensis* Antunes et Ginsburg, 1977, de la division IVb du bassin de Lisbonne (qui est à placer dans la MN4 de l'échelle biostratigraphique de MEIN). Cette espèce montre les mêmes caractéristiques que *A. giganteus carnutense* : forte P_4 avec deutéroconide bien développé, M_1 à faible métaconide, hypoconide tranchant mais moins que chez *A. giganteus giganteus*, enfin (et surtout ?) même structure de M_2 avec même profil occlusal, même importance du paraconide et du métaconide, même resserrement de la partie postérieure de la dent, hypoconide allongé, légèrement oblique, bas, région entoconide très réduite. La plus grande différence réside dans la plus forte réduction de la partie interne du talonide de M_1 et de la moindre massivité générale de l'ensemble des dents d'*A. olisiponensis*. On peut donc suggérer qu'*A. olisiponensis* est une forme vicariante ibérique d'*A. giganteus*.

Genre **CYNELOS** Jourdan, 1862

Cynelos lemanensis (Pomel, 1846) var.

1981 — *Cynelos helbingi* (Dehm) ; GINSBURG *et al.*, p. 184.

MATÉRIEL : Hémimandibule gauche avec P_3-M_2 (Fs 5864. Don HARÊNE, LBS 4174) : P_3 = 9,25 × 4,25 mm ; P_4 = 11,6 × 5,7 mm ; M_1 = 18,8 × 8,8 mm ; M_2 = 13,1 × 8,1 mm . C inférieure gauche = 13,6 × 9,05 mm au collet. D^4 gauche (coll. HARÊNE, LBS 4176) = 13,55 × 13,0 mm.

DESCRIPTION

La mandibule est longue et étroite. Il semble qu'il y ait un alvéole pour P_1 ici implantée pathologiquement très obliquement. La P_2 n'est représentée que par ses deux alvéoles. Un diastème existe entre P_2 et P_3, un autre entre P_3 et P_4. La canine inférieure est haute avec, comme chez les autres Amphicyonidae, une carène antéro-interne et une carène postérieure, délimitant deux faces : une face interne légèrement bombée et une face externe très arrondie et formant aussi l'avant de la dent.

La P_3 est allongée, relativement basse, formée d'un fort protoconide, d'un faible paraconide, d'un hypoconide assez important et d'un cingulum postérieur.

La P_4 est bâtie sur le même modèle mais est beaucoup plus grande. Le protoconide est très légèrement couché en arrière. Le paraconide est réduit à un faible renflement sur la face antérieure ; l'hypoconide et le cingulum postérieur sont bien développés.

La M_1 comprend un trigonide haut qui suit un talonide bas et relativement allongé. Le métaconide est bien formé.

La M_2 est allongée.

La M_3 n'est représentée que par un double alvéole.

La D^4 est une dent en triangle isocèle un peu gauchie. Le paracône et le métacône sont bien développés. Il existe à l'avant un semblant de parastyle et à l'arrière un métastyle mieux individualisé. La paroi formée par la face interne du paracône et du métacône occupe presque toute la partie interne de la dent. Le protocône est réduit et comme repoussé lingualement.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Reportée sur le diagramme de variation de taille, la M_1 de la mandibule ici décrite forme un ensemble cohérent avec les deux M_1 des Beilleaux de la collection LOCHER citées comme *C. helbingi* par GINSBURG *et al.* (1981*a* : 184) et trois autres M_1 (Fs 5265 et deux de collections privées) inédites trouvées remaniées dans les faluns. Cet ensemble recoupe l'extrémité inférieure de l'ellipse de *C. helbingi* de Wintershof-West.

Les M_1 remaniées dans les faluns et celles des Beilleaux sont plus étroites que la plupart de celles de Saint-Gérand, encore qu'elles rentrent dans l'ellipse des variations des M_1 de Saint-Gérand, mais elles entrent mieux dans l'ellipse des M_1 de *C. helbingi* sous ce rapport. Les deux

ellipses ne sont pas séparées sur le diagramme mais on voit nettement que, en moyenne, les M_1 de Saint-Gérand-le-Puy sont plus larges. Par contre, les P_4 et M_2 de *C. helbingi* sont nettement plus courtes que celles du *C. lemanensis* de Saint-Gérand-le-Puy.

La mandibule des Beilleaux a conservé la longue P_4 et la longue M_2 du *C. lemanensis* de Saint-Gérand, alors que ces deux dents sont nettement raccourcies chez *C. helbingi.* La comparaison des rapports P_4/M_1 et M_2/M_1 le montre bien (tabl. I).

Tableau I

	C. rugosidens	*C. schlosseri*	Artenay	Les Beilleaux	*C. lemanensis*	*C. helbingi*
P_4/M_1	0,68	0,65	0,63	0,62	0,728	0,59
	0,66	0,63			0,72	0,54
		0,62			0,682	
		0,607			0,618	
		0,59				
		0,589				
M_2/M_1	0,617	0,628	0,743	0,696	0,702	0,474
		0,616			0,66	0,467
		0,613			[0,655]	0,462
		0,611			0,636	0,435
		0,607			0,55	
		0,578				
		0,578				
		0,576				
		0,574				

La mandibule des Beilleaux s'apparente donc plus avec la forme de Saint-Gérand qu'avec celle de Wintershof-West. Elle représente à l'intérieur de l'espèce *C. lemanensis* une forme particulière, de petite taille et à M_1 étroite, qui pourrait bien être l'ancêtre de *C. helbingi.*

Cynelos aff. **rugosidens** (Schlosser, 1899)

1981 — ?*Cynelos schlosseri* (Dehm) ; Ginsburg *et al.*, p. 185.

Matériel : P^4 (coll. Harêne, LBS 4175) = 16,8 × (10,5) mm.

Description

Cette P^4 est courte, avec un protocône bas, placé très antérieurement et il n'y a pas de parastyle.

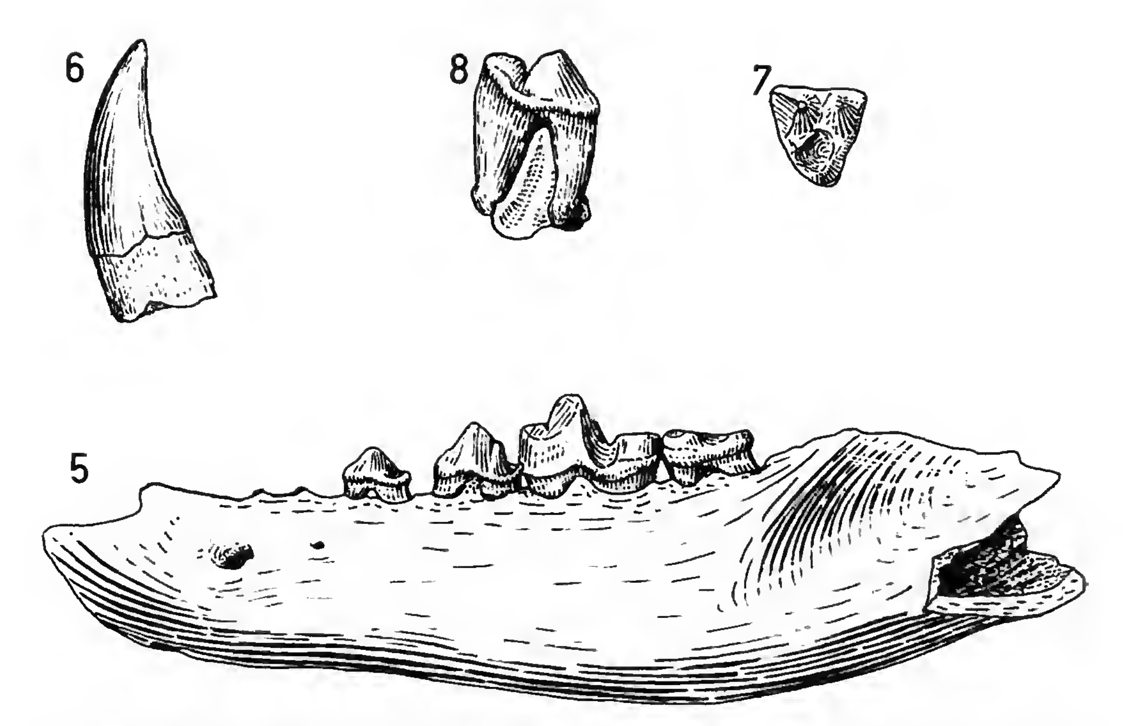


Fig. 5-8. — *Cynelos* : 5 à 7 *Cynelos lemanensis* var. : 5, hémimandibule gauche (Fs 5864) : face latérale (× 1) ; 6, canine inférieure gauche (coll. Harêne) : face labiale (× 1) ; 7, D^4 gauche (LBS 4176) : face occlusale (× 1). — 8, *Cynelos* aff. *rugosidens* : P^4 gauche (LBS 4175) : face labiale (× 1).

Discussion

Comme on le voit sur les diagrammes, toutes les pièces de *Cynelos* des Beilleaux se trouvent dans la zone floue située entre *C. schlosseri* et *C. helbingi*. Cependant, si l'on ajoute à ce matériel, pauvre, les pièces de *Cynelos* retrouvées dans les faluns et provenant manifestement du remaniement des sables continentaux contemporains des Beilleaux, la situation devient plus claire. Comme on l'a vu plus haut, la mandibule de la collection Harêne est à rattacher à *C. lemanensis* ainsi que les deux M_1 de la collection Locher des Beilleaux et les trois M_1 des faluns. Mais une autre M_1 des faluns, plus petite, est située dans l'ensemble *C. schlosseri-C. rugosidens*. Si l'on admet, à la suite de Dehm (1950) et de Kuss (1965), que l'un dérive de l'autre, on constate que cette évolution s'accompagne, ou se fait par une réduction de taille et que la M_1 remaniée dans les faluns s'inscrit plus comme *C. rugosidens* que comme *C. schlosseri* (cf. diagramme).

La P^4 de la collection Harêne, comme celle de la collection Locher (BX 502), se trouve aussi plus proche de *C. rugosidens* que des autres *Cynelos*. Ces deux dents se distinguent cependant de *C. rugosidens* par une plus grande largeur. Si l'on observe, comme il apparaît sur le graphique, que les P^4 de *C. schlosseri* semblent, proportionnellement à leur longueur, plus larges que celles de *C. rugosidens*, celles du petit *Cynelos* des Beilleaux apparaissent bien

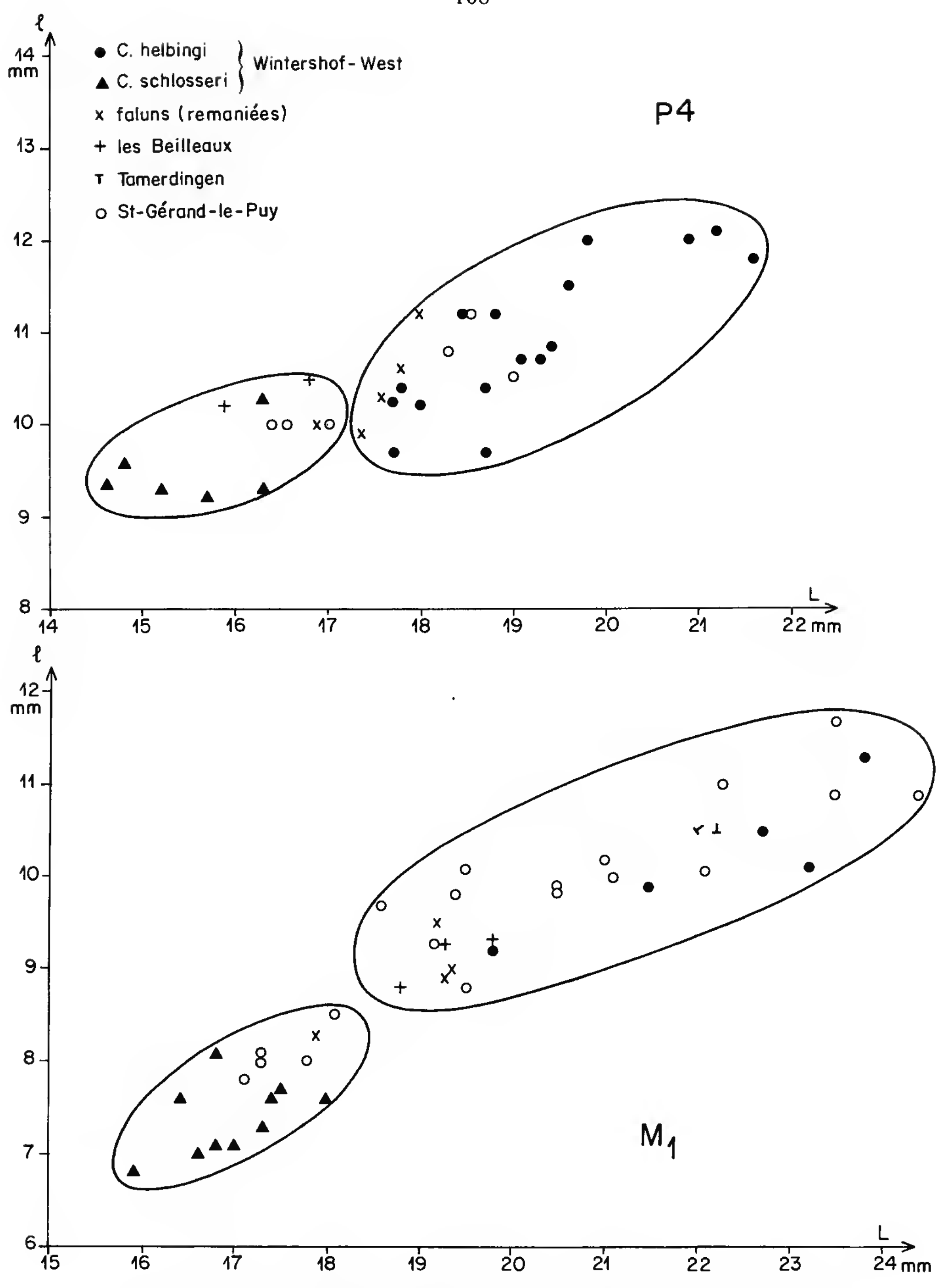


FIG. 9. — Diagramme des tailles (Longueur × largeur) de P^4 et M_1 des *Cynelos*.

comme intermédiaires entre les deux espèces. L'évolution se serait faite d'abord par épaississement de la P^4, puis par réduction de taille. Dans la diagnose de *C. schlosseri* donnée par DEHM et suivie par KUSS, cette forme se distingue de *C. rugosidens* par une taille plus petite et une P_4 proportionnellement plus courte que M_1. Sur notre spécimen, on ne peut juger du dernier caractère, mais la taille générale est encore celle de *C. rugosidens*. C'est pourquoi nous rapprocherons plus la forme des Beilleaux de *C. rugosidens* que de *C. schlosseri*.

Famille URSIDAE Gray, 1925

Genre **HEMICYON** Lartet, 1851

Hemicyon hareni nov. sp.

DIAGNOSE : *Hemicyon* de très petite taille, avec M_1 à creux talonidien plus dissymétrique, et forte muraille de l'entoconide plus longue et haute que chez *H. stehlini*.

TYPE : Fragment de mandibule gauche avec M_1 (15,1 × 7,0 mm). Don HARÊNE, Muséum Paris Fs 5863 (ancien numéro : LBS 11078).

LOCUS TYPICUS : Les Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire) dans les sables continentaux d'âge MN3 sous-jacents aux faluns.

DERIVATIO NOMINIS : En l'honneur de M. Daniel HARÊNE qui nous a confié pour étude, entre autres, sa collection des Beilleaux.

DESCRIPTION

L'os mandibulaire est peu haut et sa base, au niveau de M_1, rectiligne. M_1 est une dent étroite et allongée, où le trigonide et le talonide sont sensiblement de même longueur. Le protoconide est relativement peu haut et sa pente postérieure bien inclinée. Le métaconide est assez en arrière du protoconide, sur le côté interne. L'hypoconide est allongé et sa pointe se trouve au tiers postérieur de la longueur du talonide. L'entoconide se distingue par une petite pointe émergeant au milieu de la longue crête qui forme la bordure interne du talonide. L'arrière de cette crête, où l'on devine un entoconulide, se recourbe ensuite pour fermer à

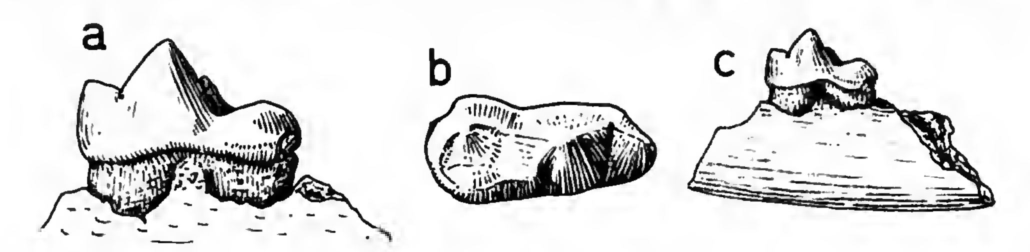


FIG. 10. — *Hemicyon hareni* nov. sp., M_1 gauche (Fs 5863) : a, face labiale (× 2) ; b, face occlusale (× 2) ; c, face labiale (× 1).

l'arrière le creux talonidien. Le creux talonidien, entre la crête entoconide et l'hypoconide, est large et occupé principalement par la pente interne de l'hypoconide. Le sillon talonidien est de ce fait très repoussé près de la crête entoconide. La base de la muraille externe est marquée d'un léger renflement, reste de cingulum. On notera enfin, bien visible en vue occlusale, un net resserrement de la dent en arrière du protoconide, sur la face labiale.

Rapports et différences

Avec son protoconide relativement bas à muraille postérieure très inclinée, son fort métaconide bien décalé postéro-lingualement par rapport au protoconide, son creux talonidien large, son hypoconide et son entoconide réduits chacun à une pointe émergeant d'une longue crête longitudinale, notre M_1 des Beilleaux est bien attribuable à un *Hemicyon*. Elle ressemble encore, et d'assez près, à *Cephalogale*, dont elle diffère cependant par sa crête entoconide plus haute et par le fait que le talonide est un peu moins ouvert distalement, les crêtes entoconide et hypoconide se rejoignant mieux à l'arrière.

La M_1 des Beilleaux semble la réplique, à peine modifiée, et très réduite, des pièces d'*H. stehlini* de Baigneaux-en-Beauce publiées par Kuss (1965, fig. 14-20). La seule différence morphologique importante réside dans le sillon talonidien qui est moins central que sur *H. stehlini*, et rappelle encore les *Cephalogale*. Le lien entre les deux genres paraît donc évident.

De toutes les espèces de *Cephalogale*, la plus proche semble être la plus ancienne, *C. minor* des Phosphorites du Quercy. Ainsi, suivant un processus que l'on constate souvent en paléontologie, le genre *Cephalogale* s'est diversifié à l'Oligocène en diverses espèces caractérisées principalement par un accroissement de taille par rapport à la forme initiale, mais, trop

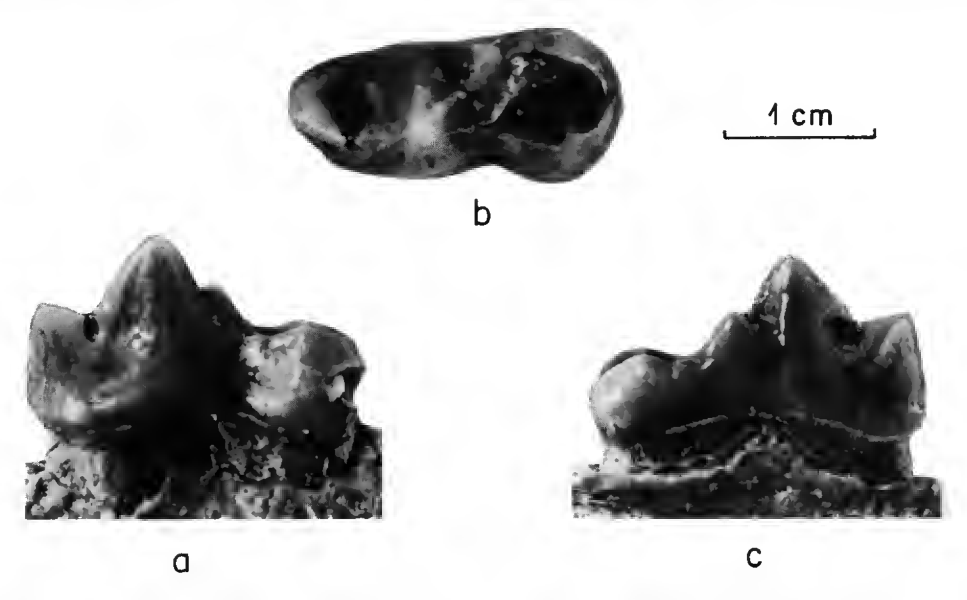


Fig. 11. — *Hemicyon hareni* nov. sp., M_1 gauche (Fs 5863) : a, face labiale (× 3) ; b, face occlusale (× 3) ; c, face linguale (× 3).

spécialisées (par leur taille précisément), ces espèces se sont éteintes quand les conditions de vie (climat ou concurrence nouvelle) se sont révélées difficiles et l'évolution du groupe est repartie vers des formes nouvelles, à partir d'une forme proche de la forme ancestrale.

Plus ancienne, plus petite et morphologiquement plus primitive que *Hemicyon stehlini*, notre espèce nouvelle des Beilleaux apparaît logiquement comme son ancêtre. L'évolution du genre *Hemicyon* ou du moins de sa lignée principale peut ainsi se dessiner en Europe :

— *Hemicyon hareni* : MN3 (Les Beilleaux) ;
— *Hemicyon stehlini* : MN4b (Baigneaux-en-Beauce), MN5 basal (Pontlevoy) ;
— *Hemicyon* cf. *sansaniensis* : MN5 sup. (faluns d'Anjou) ;
— *Hemicyon sansaniensis* : MN6 (Sansan, Goriach?), MN7 (?Steihei, Georgensmund).

Il n'est pas impensable que par accroissement de taille et exagération de certains caractères *H. sansaniensis* ait pu donner *Dinocyon thenardi* à la MN8 .

Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848

Famille RHINOCEROTIDAE Owen, 1845

Genre **PROTACERATHERIUM** Abel, 1910

Protaceratherium minutum (Cuvier, 1822)

MATÉRIEL : I^1 droite (LBS) = 30,9 × 12,0 mm ; P^1 droite (LBS 6975) = 11,3 × 13,8 mm ; P^4 droite (LBS 10078) = 20,0 × 28,8 mm ; M^2 droite (LBS 23078) = 23,0 × 28,5 mm ; I_2 gauche (LBS 10178) = 24,2 × 17,2 mm. — Humérus droit distal (LBS 19678) : DT distal = 63,5 mm ; DAP distal = 65,5 mm.

DESCRIPTION

L'incisive supérieure a la morphologie, les proportions et les dimensions des incisives supérieures du *Protaceratherium minutum* de Selles-sur-Cher.

P^1 est une dent large à l'arrière et amincie en avant. La face labiale est formée d'une grande muraille bombée représentant le paracône et le métacône, muraille précédée par un parastyle plus bas et allongé. Le métalophe est large et perpendiculaire à l'axe parasagittal de la dent, le protolophe est mince et oblique. Un cingulum court tout le long de la face linguale, et déborde un peu sur l'avant et l'arrière de la face labiale.

La P^4 est une belle dent bien parallélépipédique, avec un paracône et un métacône également développés, un parastyle un peu aigu, et les deux lophes internes (protolophe et métalophe) minces, allongés, parallèles entre eux et obliques par rapport à l'axe de la dent ; le crochet est divisé en plusieurs petits denticules dont le plus labial rejoint la crista, isolant ainsi en puits la médifossette. Un très fort cingulum ceinture la partie linguale de la dent, sauf au pied postéro-lingual de l'hypocône. Enfin, la vallée centrale (médisinus) est largement ouverte lingualement.

La M^2 est petite, avec un protolophe et un métalophe minces, allongés, parallèles entre eux. Le métalophe est réduit à l'arrière. Le crochet est mince et allongé, la vallée centrale ouverte, le cingulum bien développé sur les faces antérieure et postérieure, faible et irrégulier sur la face linguale.

L'incisive inférieure est courte et mince.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Les dents décrites ci-dessus ne se séparent pas du lot déjà décrit (GINSBURG *et al.*, 1981*b*) des dents de *Protaceratherium minutum* des Beilleaux.

À Selles-sur-Cher, où cette espèce est largement représentée, la médifossette de P^3 et de P^4 est ouverte sur tous les spécimens (onze au total). Aux Beilleaux, sur trois spécimens, elle est ouverte sur deux spécimens, fermée chez le dernier. À Artenay, où l'espèce n'est connue que par une $P^{(3 \text{ ou } 4)}$ du Musée d'Orléans (échantillon n° 148), la médifossette est fermée. Il apparaît donc que la médifossette s'ouvre progressivement au cours du temps.

Pour la vallée centrale, on observe le même phénomène. À Selles-sur-Cher, sur les seize spécimens de $P^2 + P^3 + P^4$, elle est fermée sur neuf, ouverte sur sept. Aux Beilleaux, sur cinq spécimens, elle est fermée sur un, ouverte sur quatre. À Artenay, l'unique spécimen la montre ouverte. On assiste donc, de Selles-sur-Cher (MN2) à Artenay (MN4a) à une lente molarisation des prémolaires.

Genre **DIACERATHERIUM** Dietrich, 1931

Diaceratherium aurelianensis (Nouel, 1866)

MATÉRIEL : P^2 gauche (LBS 13378) = 27,7 × 38,0 mm ; P^3 droite (LBS 9178) = 33,5 × 48,25 mm ; P^4 droite (LBS 8978) = 33,1 × 51,8 mm ; M^3 gauche (LBS 22678) = 45,2 × ? mm ; P_2 gauche (LBS 7178) = 29,2 × 18,3 mm ; P_3 droite (LBS 9378) = 37,2 × 27,0 mm ; P_4 droite (LBS 8878) = 38,9 × 28,2 mm ; M_1 gauche (LBS 9578) = 38,3 × 30,1 mm ; D^3 gauche (LBS 14578) = 31,0 × 30,1 mm. — Radius droit proximal (LBS 20378) : DT = 100 mm, DAP = 60 mm. — McIII droit (LBS 20878) sans l'extrémité distale : DT prox. = 53,0 mm ; DAP prox. = 40,0 mm ; DT diaphyse = 43,5 mm ; DAP diaphyse = 18,7 mm. — Apophyse postglénoïde, fragment de crête sagittale du crâne, 1 rotule, 1 astragale très incomplet, 4 vertèbres.

Toutes ces pièces correspondent au grand *Rhinoceros* des sables de Chilleurs-aux-Bois, Neuville-aux-Bois et Artenay dans l'Orléanais (cf. NOUEL, 1866, et MAYET, 1908). Les dents, le radius et le métapode ont les mêmes tailles et les mêmes proportions. Les dents décrites précédemment aux Beilleaux (GINSBURG *et al.*, 1981) ont aussi les mêmes caractéristiques.

Ordre ARTIODACTYLA Owen, 1848

Sous-ordre SUIFORMES Jaeckel, 1911

Famille SUIDAE Gray, 1821

Genre **AURELIACHOERUS** Ginsburg, 1973

Aureliachoerus aurelianensis (Stehlin, 1900)

MATÉRIEL : Mandibule avec alvéole de P_1, alvéoles de P_2 (longueur des 2 alvéoles : 7,5 mm), P_3 brisée (longueur des 2 alvéoles : 10 mm), P_4 brisée (longueur alvéolaire : 9,8 mm), M_1 brisée (longueur alvéolaire : 10,2 mm), M_2 : (12,4 × 9,8 mm), M_3 : (19,1 × 10,4 mm). (LBS 16278).

La taille et la morphologie ne séparent pas cette pièce du reste du matériel, déjà décrit, des Beilleaux, sous le nom d'*A. aurelianensis* (cf. GINSBURG *et al.*, 1988).

Genre **XENOHYUS** Ginsburg, 1980

Xenohyus venitor Ginsburg, 1980

MATÉRIEL : Cuboïde droit, incomplet dans sa partie postérieure (don HARÊNE, Fs 5866) : hauteur maximale > 23,0 mm ; hauteur face antérieure = 17,5 mm ; DAP = 240 mm ; DT = 17,0 mm.

Par rapport au cuboïde de *Sus*, celui du *Xenohyus* des Beilleaux est bas et transversalement assez mince. La facette pour l'astragale est étroite, indiquant pour l'astragale une facette externe de l'épicondyle étroite. De même la facette pour le MT IV est réduite dans sa partie antérieure. La facette pour le MT V et la partie postérieure de la facette pour MT IV sont minces mais moins que chez *Sus scrofa*, indiquant l'existence d'un MT V moins réduit que chez nos sangliers.

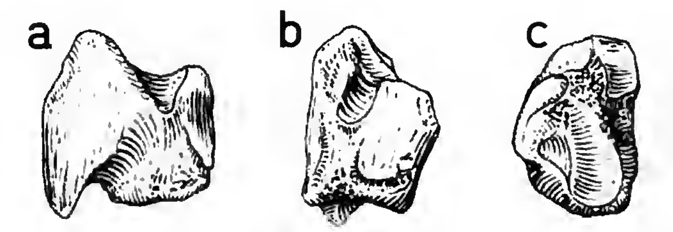


FIG. 12. — *Xenohyus venitor*, cuboïde droit (Fs 5866) : a, face latérale ; b, face antérieure ; c, face proximale (× 1).

Sous-ordre TYLOPODA Illiger, 1811

Famille CAINOTHERIIDAE Camp et Van der Hoef, 1940

Genre **CAINOTHERIUM** Bravard, 1828

Cainotherium laticurvatum (Geoffroy, 1833)

Cainotherium laticurvatum ligericum Ginsburg, Huin et Locher, 1985

MATÉRIEL : Hémimandibule gauche (LBS 19778) avec P4-M3 : P4 = 5,0 × 3,1 mm ; M_1 = 4,4 × 3,3 mm ; M_2 = 4,9 × 4,1 mm ; M_3 = 7,5 × 3,8 mm.

Par la taille et les proportions de ses dents, cette pièce s'intègre bien dans les limites de la population récoltée par HUIN et LOCHER dans le même gisement des Beilleaux, sur laquelle est établie la sous-espèce *C. laticurvatum ligericum*.

Sous-ordre RUMINANTIA Scopoli, 1777

Famille LAGOMERYCIDAE Pilgrim, 1941

Genre **LAGOMERYX** Roger, 1904

Lagomeryx praestans Stehlin, 1937

MATÉRIEL : 1 tibia droit privé de son extrémité proximale (LBS 20178) : longueur conservée = 23,5 mm ; DT distal = 28,8 mm ; DAP distal = 24,7 mm.

Plus fort que celui de *Procervulus dichotomus* et de morphologie semblable, cet os a été attribué à *Lagomeryx praestans*, le seul ruminant du gisement de taille compatible. Comme celui de *Procervulus* (cf. GINSBURG et BULOT, 1987), ce tibia diffère de celui du chevreuil par une certaine robustesse et par sa crête tibiale qui descend beaucoup plus bas. On notera aussi, sur la partie distale de la face externe, une gorge pour le fléchisseur médian des doigts plus importante, comme chez *Procervulus*.

Famille indéterminée

Genre **ANDEGAMERYX** Ginsburg, 1971

Andegameryx andegaviensis Ginsburg, 1971

MATÉRIEL : 1 M_3 droite (LBS 5078) = 17,7 × 8,7 mm.

L'unique M_3 retrouvée présente toutes les caractéristiques d'*Andegameryx* : absence de mésostylide, conides piquants et peu hauts, pli palaeomeryx à peu près inexistant, troisième lobe pratiquement réduit à une pointe d'où descend vers l'avant une crête en position sensiblement axiale. La taille, par contre, est beaucoup plus grande que celle de tous les spécimens des Beilleaux précédemment étudiés (GINSBURG *et al.*, 1985). Mais, si l'on mesure toutes les M_3 d'*Andegameryx* retrouvées dans les faluns, on constate que de nombreux intermédiaires relient la pièce LBS 5078 à la population déjà étudiée des Beilleaux. Je la considérerai donc, jusqu'à plus ample informé, comme faisant partie de la même espèce. *Andegameryx* est donc jusqu'à présent monospécifique.

J'ai précédemment écrit (GINSBURG, 1970; GINSBURG *et al.*, 1985) que le petit Artiodactyle de Wintershof-West décrit par M[me] OBERGFELL (1957) sous le nom de *Bachitherium serum* devait se rattacher au genre *Andegameryx*. En fait, l'examen direct des pièces originales, à Munich, m'a convaincu du contraire. Si le troisième lobe de M_3 est comme chez *Andegameryx* simple, il y a sur la forme de Wintershof-West un net mésostylide sur les molaires inférieures, et surtout les prémolaires conservées, P_3 et P_4 (OBERGFELL, *op. cit.*, pl. I,

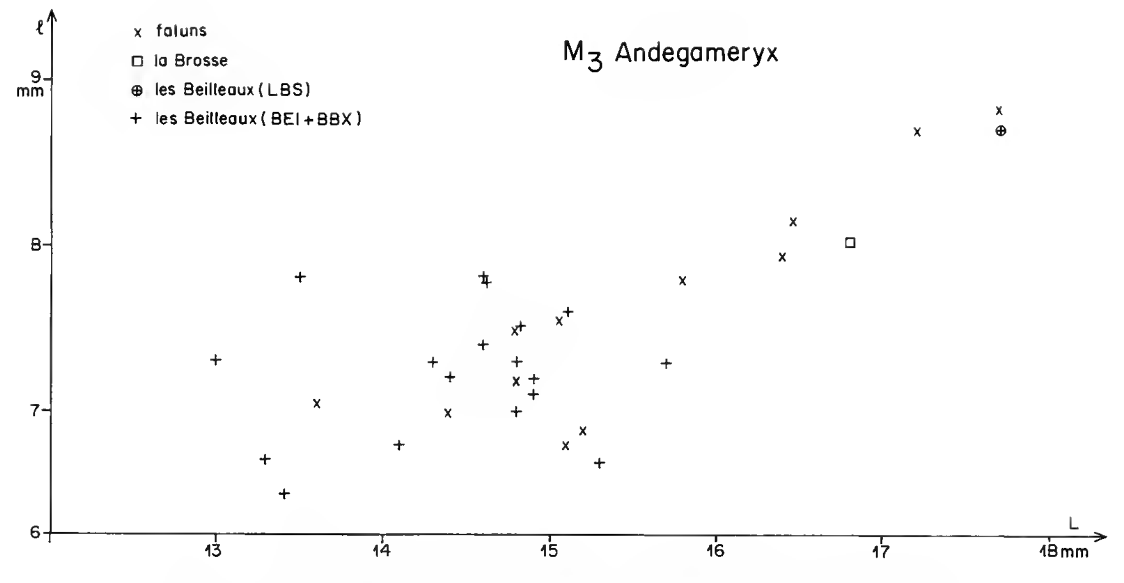


FIG. 13. — Diagramme des tailles (Longueur × largeur) des M_3 d'*Andegameryx*

fig. 15 et 17) sont de morphologie très différente. Regardant ces pièces avec le Dr. K. HEISSIG de Munich, nous avons convenu que l'espèce *serum* n'était certes pas un *Bachitherium*, mais n'était pas non plus un *Andegameryx*.

Famille CERVIDAE Gray, 1821

Sous-famille MUNTJACINAE Pocok, 1923

Genre **PROCERVULUS** Gaudry, 1878

Procervulus dichotomus (Gervais, 1859)

Procervulus dichotomus praelucinus Obergfell, 1957

1985 — *Procervulus dichotomus savignensis* Ginsburg *et al.*, 1985.

MATÉRIEL : Mandibule gauche avec P_2 – M_3 (LBS 16578) : P_2 = 7,45 × 3,5 mm ; P_3 = 8,2 × 4,5 mm ; P_4 = 9,25 × 5,3 mm ; M_1 = 9,8 × 6,8 mm ; M_2 = 10,4 × 7,35 mm ; M_3 = 14,5 × 6,95 mm. — Fragment de mandibule (Fs 6243, don HARÊNE, ancien n° LBS 7678) avec M_2-M_3 : M_2 = 10,9 × 7,5 mm ; M_3 15,3 × 7,0 mm. — Tibia droit distal (LBS 20078) : DT distal = 22,9 mm ; DAP distal = 16,6 mm.

Les deux pièces ici citées sont nettement et curieusement plus petites que celles déjà décrites (GINSBURG *et al.*, 1985) du même gisement sous le nom de *P. dichotomus savignensis*.

En outre, sur la nouvelle mandibule, la P_3 est un peu plus étroite et la P_1 plus courte. Ces pièces nouvelles se montrent morphologiquement intermédiaires entre le *Procervulus dichotomus savignensis* et le *P. dichotomus praelucinus* de Wintershof-West. De même, les deux M_2 et les deux M_3 nouvelles sont plus étroites et montrent à l'arrière de l'entoconide un dédoublement (pli dorcatherium) de la postentocristide (ou aile postérieure du tubercule postéro-interne), comme certains spécimens de la forme de Wintershof-West. Ainsi les différences tant morphologiques que dimensionnelles qui semblaient séparer les deux populations s'amenuisent considérablement et nous pensons qu'une distinction en deux sous-espèces n'est plus soutenable. Le nom donné par M[me] OBERGFELL en 1957 ayant la priorité, nous désignerons la population entière des Beilleaux sous le nom de *Procervulus dichotomus praelucinus*.

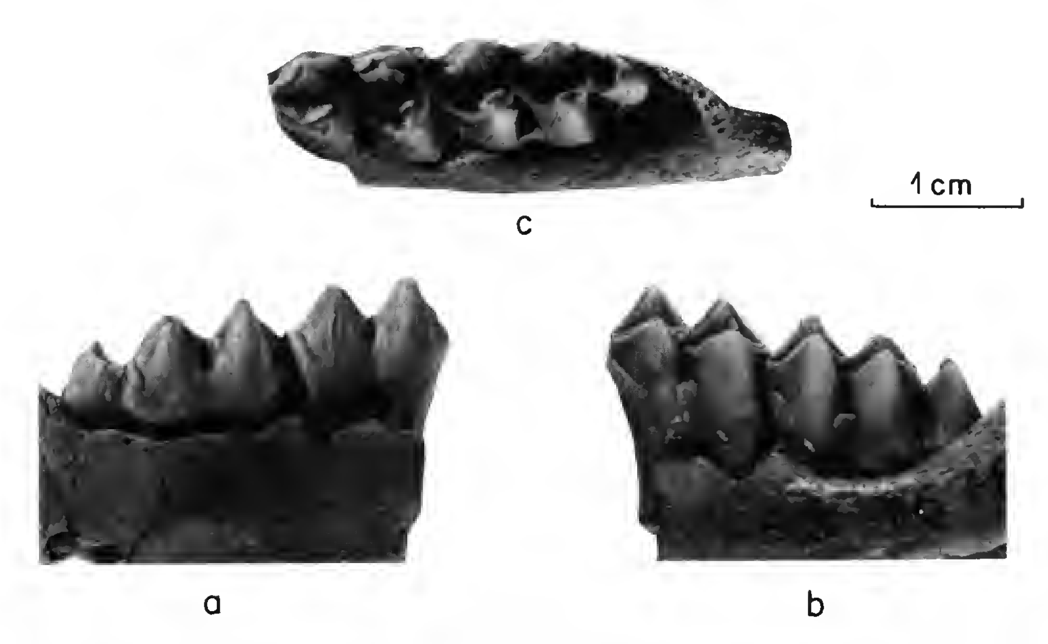


FIG. 14. — *Procervulus dichotomus praelucinus*, hémimandibule gauche (Fs 6243) : a, face linguale ; b, face labiale ; c, face occlusale (× 2).

LISTE FAUNIQUE

En tenant compte des changements opérés dans la systématique des Rongeurs depuis la publication des Rongeurs des Beilleaux (COLLIER et HUIN, 1979), de l'étude des *Brachyodus* des faluns (DINEUR et GINSBURG, 1986), des monographies faites sur les Carnivores, les Rhinocérotidés et les Artiodactyles des Beilleaux (GINSBURG *et al.*, 1981*a*, 1981*b*, 1985, 1988), de la révision de la faune de la Brosse (GINSBURG, 1988), de celle des Lagomorphes, (BUCHER, 1982) et du présent travail, on peut établir comme suit la liste des Mammifères des Beilleaux :

Lagomorphes

Lagopsis cf. *cadeoti* Viret, 1930
Prolagus vasconiensis Viret, 1930
Amphilagus ulmensis Tobien, 1974

Rongeurs

Melissiodon aff. *dominans* Dehm, 1950
Eucricetodon infralactorensis (Viret, 1930)
Eucricetodon quadratum (Viret, 1930)
Ligerimys antiquus (Fahlbusch, 1970)
Eomys cf. *rhodanicus* Hugueney et Mein, 1968
Myomimus murinus (Pomel, 1853)
Myomimus cf. *aquatilis* de Bruijn, 1974
Paraglis sp.
Heteroxerus sp.

Carnivores

Amphicyon giganteus carnutense Antunes et Ginsburg, 1977
Cynelos lemanensis (Pomel, 1846) var.
Cynelos aff. *rugosidens* (Schlosser, 1899)
Haplocyonoides mordax Hurzeler, 1940
Hemicyon hareni nov. sp.
Broiliana nobilis Dehm, 1950
Stromeriella franconica Dehm, 1950
Semigenetta elegans Dehm, 1950
Pseudaelurus transitorius Depéret, 1892

Périssodactyles

Protaceratherium minutum (Cuvier, 1822)
Diaceratherium aurelianense (Nouel, 1866)

Artiodactyles

Aureliachoerus aurelianensis (Stehlin, 1900)
Xenohyus venitor Ginsburg, 1980

Brachyodus intermedius Mayet, 1908
Cainotherium laticurvatum ligericum Ginsburg, Huin et Locher, 1985
Amphitragulus boulangeri Pomel, 1854
Lagomeryx praestans Stehlin, 1937
Procervulus dichotomus praelucinus Obergfell, 1957
Andegameryx andegaviensis Ginsburg, 1971

Âge relatif des Beilleaux et de Wintershof-West

L'âge de la faune des Beilleaux par rapport à celle de Wintershof-West a déjà été discuté (Ginsburg *et al.*, 1981*a*, 1985). Quelques informations nouvelles permettent de repréciser la question et de donner des arguments plus solides. Tout d'abord il n'y a pas de différences entre le *Procervulus dichotomus* des deux gisements. Ensuite, *Xenohyus venitor* et *Andegameryx andegameryx* ont été retrouvés à Loranca del Campo et Valquemado (Province de Cuenca, Espagne) dans des niveaux plus anciens que les Beilleaux (Morales *et al.*, 1986 ; Ginsburg *et al.*, 1987*b*), tandis qu'on ne les a pas retrouvés à Wintershof-West.

Par ailleurs *Broiliana nobilis* et *Semigenetta elegans* sont connus dans les deux gisements, mais dans les deux cas la population des Beilleaux est de taille plus petite que celle de Wintershof-West. Pour les *Cynelos*, les deux formes des Beilleaux s'apparentent plus avec celles de Saint-Gérand-le-Puy qu'avec celles de Wintershof-West. Aux Beilleaux aucun Hemicyonide de grande taille n'est connu, alors qu'apparaissent à Wintershof-West *Phoberocyon hurzeleri* et *Hemicyon dehmi* ; le premier trouvera descendance dans des gisements plus récents (*Phoberocyon aurelianensis* à Neuville-aux-Bois en Orléanais et à Daubèze près de la Romieu dans le bassin d'Aquitaine, cf. Ginsburg, 1974).

Chez les Artiodactyles, *Cainotherium laticurvatum*, connu depuis Saint-Gérand-le-Puy et plus au-delà, se retrouve aux Beilleaux alors qu'à Wintershof-West c'est une autre espèce qui apparaît, *C. bavaricum*, qui fera souche en Allemagne et se retrouvera jusque dans l'Orléanien supérieur (Heizmann, 1983). Enfin, chez les *Lagomeryx*, la grande forme *Lagomeryx (Stehlinomeryx) praestans* ne dépasse pas le niveau des Beilleaux tandis que le relativement abondant *Lagomeryx parvulus* est connu à Wintershof-West et plus haut.

Toutes ces indications vont dans le même sens et aucune ne contredit un âge des Beilleaux un peu plus ancien que celui de Wintershof-West.

Conclusions

La présente étude a permis de mettre en lumière différents points nouveaux :

1. La liste faunique des Beilleaux voit s'ajouter deux carnivores : *Amphicyon giganteus carnutense* et *Hemicyon hareni* nov. sp. La liste des Mammifères des Beilleaux comprend maintenant 31 espèces.

TABLEAU II

Niveaux / Espèces	MN2		MN3			MN4	
	Saint-Gérand	Loranca	Les Beilleaux	Wintershof	Chilleurs	Artenay	Baigneaux
Cynelos lemanensis	+		+				
Cynelos helbingi				+	?		
Cynelos rugosidens	+		aff.				
Cynelos schlosseri				+		+	
Hemicyon petite taille			+				
Hemicyon grande taille				+			+
Phoberocyon				+	+		
Broiliana nobilis			+	+			
Stromeriella franconica			+	+			
Semigenetta elegans			+	+		?	
Xenohyus venitor		+	+				
Cainotherium laticurvatum	+		+				
Cainotherium bavaricum				+			
Procervulus dichotomus praelucinus			+	+			
Procervulus dichotomus dichotomus					+	+	+
Lagomeryx praestans			+				
Lagomeryx parvulus				+		+	+
Andegameryx andegaviensis		+	+				

2. L'étude de l'*Amphicyon giganteus* a permis de mieux préciser l'évolution de cette espèce, qui comprend trois sous-espèces stratigraphiques :

— *A. giganteus laugnacensis* nov. ssp. de l'Agénien,
— *A. giganteus carnutense* de l'Orléanien inférieur,
— *A. giganteus giganteus* de l'Orléanien supérieur.

3. *Hemicyon hareni* est une forme de très petite taille, proche encore de *Cephalogale.* On peut l'admettre dans l'ascendance d'*H. stehlini.* On aura donc :

— *H. hareni* de l'Orléanien inférieur,
— *H. stehlini* de l'Orléanien supérieur,
— *H. sansaniensis* de l'Orléanien terminal et de l'Astaracien.

4. *Procervulus dichotomus savignensis* doit tomber en synonymie devant *P. dichotomus praelucinus.*

5. *Andegameryx*, considéré par GINSBURG *et al.*, 1985, comme présent à Wintershof-West, n'existe pas dans ce gisement.

6. La faune de Wintershof-West est plus récente que celle des Beilleaux.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANTUNES, M. T., & L. GINSBURG, 1977. — Sur un Amphicyon (Mammalia, Ursidae) du Miocène de Lisbonne. Notes sur la Géologie et la Paléontologie du Bassin de Lisbonne XI. *Bull. Serv. geol. Portugal*, Lisboa, **61** : 335-342.

BONIS, L. DE, 1973. — Contribution à l'étude des Mammifères de l'Aquitanien de l'Agenais. Rongeurs-Carnivores-Périssodactyles. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. C, **28** : 1-192.

BUCHER, R., 1982. — Étude des genres *Marcuinomys* Lavocat et *Lagopsis* Schlosser (Lagomorphes, Mammalia) du Miocène inférieur et moyen de France. Implications biostratigraphiques et phylogénétiques *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] sér., **4**, C, (1-2) : 43-74.

CABARD, P., J. HUIN & J. P. LOCHER, 1980. — Le *Brachyodus onoideus* (Gervais, 1869) (Mammalia, Anthracotheriidae) des Beilleaux, Savigné-sur-Lathan, (Indre-et-Loire). *Naturalist. Orléan.*, 3[e] sér., (32) : 11-17.

COLLIER, A., & J. HUIN, 1979. — Découverte d'un gisement d'âge burdigalien inférieur dans les sables sous-jacents aux faluns de Touraine. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **289** : 249-252.

CUVIER, G., 1824. — Recherches sur les ossemens fossiles. 2[e] édition, T. IV, Paris.

DEHM, R., 1950. — Die Raubtiere aus dem Mittel-Miozän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eischstätt in Bayern. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, N. F., **58** : 141 p.

DINEUR, H., & L., GINSBURG, 1986. — Les variations de taille chez *Brachyodus* (Mammalia, Artiodactyla, Antracotheriidae) dans le bassin miocène de la Loire ; implications systématiques et stratigraphiques. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. III, **303** (7) : 633-636.

GINSBURG, L., 1961. — La faune des Carnivores miocènes de Sansan. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, C, **9** : 1-190.

— 1966. — Les Amphicyons des Phosphorites du Quercy. *Annls Paléont.*, Masson édit., Paris, **52** (1) : 1-44.

— 1970. — Un ruminant nouveau des faluns miocènes de la Touraine et de l'Anjou. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*. 2[e] sér., **42** (5) : 996-1002.

— 1972. — Sur l'âge des Mammifères des faluns miocènes du Nord de la Loire. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **274** : 3345-3347.

— 1974. — Les faunes de Mammifères burdigaliens et vindoboniens des bassins de la Loire et de la Garonne. *Mém. B.R.G.M.*, Orléans, **78** (1) : 153-167.

— 1977. — *Cynelos lemanensis* (Pomel) Carnivore Ursidé de l'Aquitanien d'Europe. *Annls. Paléont.*, Masson édit., Paris, **63** (1) : 57-104.

— 1982. — Sur la position systématique du petit Panda *Ailurus fulgens* (Canivora, Mammalia). *Geobios*, Lyon, Mém. sp. **6** : 247-258.

— 1988. — La faune des Mammifères des sables miocènes du synclinal d'Esvres (Val de Loire). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. III, **307** : 319-322.

GINSBURG, L., & M. T. ANTUNES, 1968. — *Amphicyon giganteus*, carnassier géant du Miocène. *Annls Paléont.*, Paris, **54** (1) : 1-32.

GINSBURG, L., M. BONNEAU, H. BUCHER, E. BUGE, H. DINEUR, P. JANVIER, P. TASSY & M. T. VÉNEC-PEYRÉ, 1982. — Les faunes de Mammifères des sables continentaux miocènes inférieurs du synclinal d'Esvres au Nord de la Loire. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 7[e] sér., **24** (2) : 403-406.

GINSBURG, L., & C. BULOT, 1987. — Les Artiodactyles sélénodontes du Miocène de Bézian à la Romieu (Gers). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] sér., **9**, C, (1) : 63-95.

GINSBURG, L., J., HUIN & J. P. LOCHER, 1981*a*. — Les Carnivores du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] sér., **3**, C, (2) : 183-194.

GINSBURG, L., J., HUIN & J. P. LOCHER, 1981*b*. — Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] sér., **3**, C, (4) : 345-361.

GINSBURG, L., J., HUIN & J. P. LOCHER, 1985. — Les Artiodactyles sélénodontes du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] sér., **7**, C (4) : 285-303.

GINSBURG, L., J., HUIN & J. P. LOCHER, 1988. — Les Suidae (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] sér., **10**, C, (2) : 197-207.

GINSBURG, L., F. MAUBERT & M. TELLES ANTUNES, 1987. — Découverte d'*Hispanotherium* et de *Gaindatherium* (Rhinocerotidae, Mammalia) dans le Miocène de France. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] série, **9**, C (3) : 303-311.

GINSBURG, L., J. MORALES & D. SORIA, 1987. — Nouvelles faunes de grands Mammifères d'âge miocène inférieur dans la partie orientale du bassin du Tage (Espagne). Conséquences stratigraphiques. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. II, **305** : 629-632.

HEIZMANN, P. J., 1983. — Die Gattung *Cainotherium* (Cainotheriidae) im Orleanium und in Astaracium Suddeutschlands. *Eclog. geol. Helv.*, Basel, **76** (3) : 781-825.

HOUGH., J. J., 1948. — The auditory region in some members of the Procyonidae, Canidae and Ursidae. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **92** (2) : 67-118.

KUSS, S., 1965*a*. — Revision der europaïschen Amphicyoninae (Canidae, Carnivora, Mamm.). *Sber. heidelb. Akad. Wiss.*, **1** : 168 p.

— 1965*b*. — Uber *Cynelos rugosidens vireti* n. ssp. und *Hemicyon stehlini* Hürzeler 1944 (Carnivora, Mammalia). *Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Brisgau*, **55** : 227-241.

MAYET, L., 1908. — Études des Mammifères miocènes des sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. *Annl Univ. Lyon*, n. s., **24** : 1-336.

MORALES, J., L. GINSBURG & D. SORIA, 1986. — Los Bovoidea (Artiodactyla, Mammalia) del Mioceno inferior de Espana, Filogoenia y Biogeografia. *Paleont. y Evolucion*, Sabadell, **20** : 259-265.

NOUEL, A., 1886. — Mémoire sur un nouveau Rhinoceros fossile. *Mém. Soc. Agric. Sci. Orléans*, **8** : 1-13.

OBERGFELL F., 1957. — Vergleichende Untersuchungen an Dentitionen und dental Altburdigaler Cerviden von Wintershof-West in Bayern und Rezenter Cervidae (ein phylogenetische Studie). *Palaeontographica* (A), Stuttgart, **109** : 71-166.

OLSEN, S. J. 1960. — The fossil carnivore *Amphicyon longiramus* from the Thomas farm Miocene. Part. II : postcranial skeleton. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* **123** (1) : 1-45.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section C, nº 2 : 123-130.

Les Vertébrés de la Formation de Jawf du Dévonien inférieur d'Arabie Saoudite

par Hervé LELIÈVRE

Résumé. — Les premiers Vertébrés dévoniens d'Arabie Saoudite sont présentés. Ils proviennent de la Formation de Jawf datée de l'Emsien inférieur. Associée à une faune d'Invertébrés marins, cette ichthyofaune est pour l'instant assez pauvre puisqu'il s'agit de deux plaques dermiques. L'une est une plaque centrale du toit crânien d'un Brachythoraci primitif Buchanosteidae quant à l'autre il s'agit d'une plaque dermique indéterminée. Une brève analyse paléogéographique des relations entre la bordure Est du Proto-Gondwana et les paléocontinents d'Australie et de Chine du Sud pour le Dévonien inférieur souligne une congruence entre les données tirées de la répartition des fossiles et celles fournies par le paléomagnétisme qui nous conduit à admettre la proximité géographique entre ces régions pendant le Dévonien inférieur.

Mots-clés. — Vertébrés, Dévonien inférieur, Arabie Saoudite, Paléogéographie.

Abstract. — The first occurence of devonian vertebrates in Saoudi Arabia is presented. The fossils have been collected in the Jawf Formation and were associated with typical marine invertebrates : Brachiopoda, Bryozoa, Cephalopoda, Gastropoda and Conodonta ; this fauna seems to indicate a Lower Emsian age for the Jauf strata. The ichthyofauna is constituted by two dermal plates. One is referred to a primitive brachythoracid, probably a Buchanosteidae, while the other remains undetermined. A brief paleogeographical analysis of the relations between the Eastern border of the Proto-Gondwana and the paleocontinents of Australia and South China emphasize the congruence of the paleomagnetic data and the fossil fishes distribution to admit a probable geographical proximity between those regions during the Lower Devonian.

H. LELIÈVRE, *Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

INTRODUCTION

Jusqu'ici l'unique reste de Vertébré dévonien signalé dans cette région l'avait été par WHITE (1969) ; il s'agit d'une plaque antérolatérale droite d'un Arthrodire incertae sedis *Qataraspis* (Denison, 1978), trouvée dans un sondage réalisé dans l'Émirat du Qatar. Plus récemment, BAHAFZALLAH *et al.* (1981) ont mentionné l'existence de deux plaques d'Arthrodires dans le Dévonien de la Formation Jauf (Al Jawf) située au nord-est du bouclier arabique. Ces deux plaques étaient préservées dans une gangue calcareuse. Le Pr. U. JUX me les a transmises pour étude ; je tiens à l'en remercier très vivement. Elles étaient toutes deux associées à une faune d'Invertébrés marins (voir BAHAFZALLAH *et al.*, 1981 : 14).

BAHAFZALLAH *et al.* (1981) signalent que c'est dans la couche nº 9 du membre de Hammamiyat que la faune marine est la mieux conservée, la plus diverse et la seule où ils aient retrouvé des Vertébrés. Selon eux, cette couche pourrait marquer la limite stratigraphique locale entre le Siegenien supérieur et l'Emsien (BAHAFZALLAH *et al.*, 1981 : 15 ; fig. 2). C'est donc de ces niveaux du Dévonien inférieur que proviennent ces deux plaques dont l'une peut être rapportée à un Brachythoraci primitif, probablement buchanosteide, et l'autre est indéterminée.

1. Plaque dermique indet.

La morphologie externe de cette petite plaque dermique ne révèle aucun détail susceptible de pouvoir permettre son identification (fig. 1D, E). Des coupes histologiques (fig. 1A, B) ainsi qu'une préparation par trempage dans l'acide chlorhydrique dilué et une prise de vue au microscope électronique à balayage (fig. 1C) n'ont, de même, apporté aucun élément qui puisse indiquer son appartenance à un groupe particulier de Vertébré. Cette plaque osseuse reste donc indéterminée.

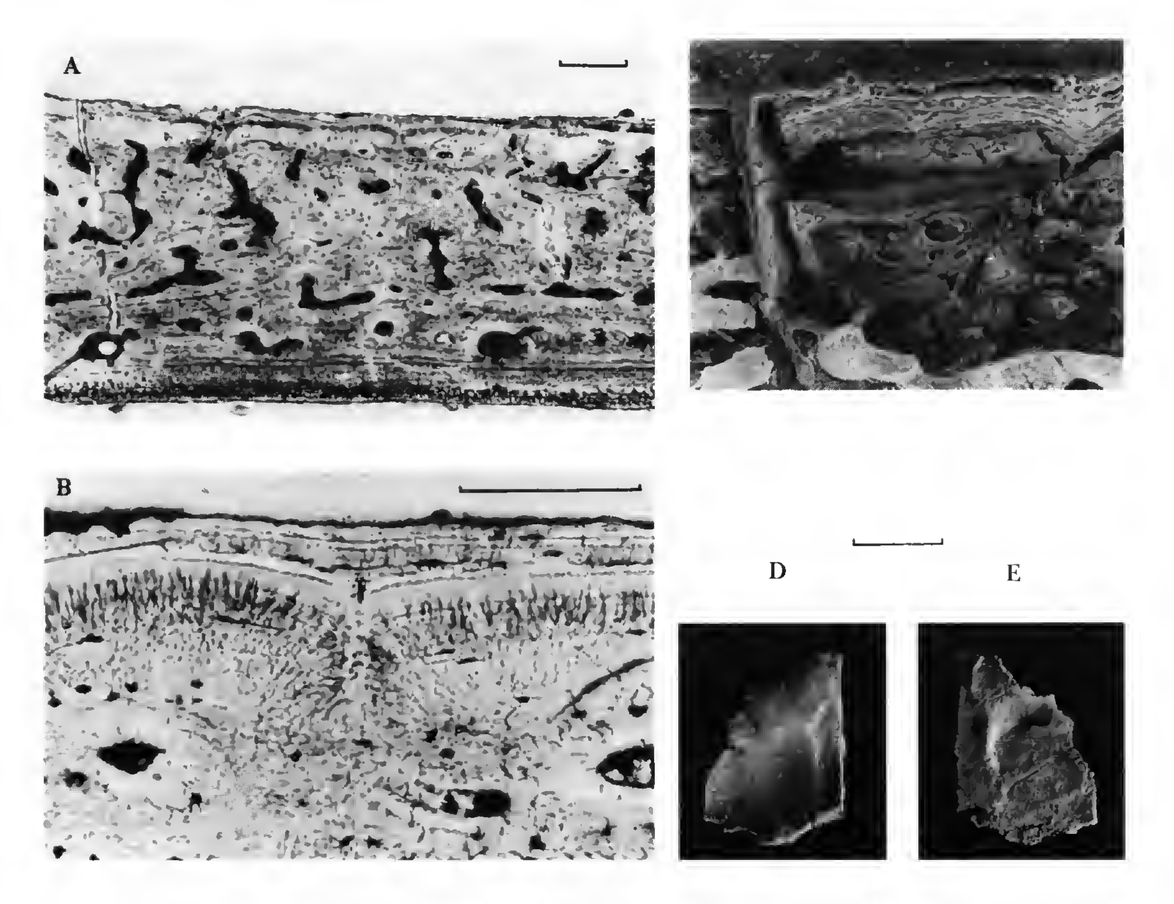


Fig. 1. — Pisces indet : A, B, clichés de coupes transversales au microscope optique, respectivement × 7 et × 18 ; C, même coupe après préparation par trempage dans l'acide chlorhydrique, cliché MEB × 200 ; D, E, vues de la plaque avant préparation ; Dévonien inférieur de la Formation Jawf, Arabie Saoudite.

2. Placodermi

Le seul spécimen déterminable est une plaque centrale gauche de petites dimensions, subcomplète, dont la surface externe est tuberculée et la forme grossièrement quadrangulaire. Son bord antérieur est légèrement ondulé et ne porte aucune encoche qui indiquerait la présence d'un processus ou lame postérieure de la plaque postorbitaire, comme c'est par exemple le cas chez *Coccosteus cuspidatus* (Miles & Westoll, 1968, fig. 1A, B, 3I, 7). Le bord latéral postérieur est incomplet, plus court qu'il ne l'est chez *Buchanosteus*. Ce bord est marqué par deux surfaces de recouvrement : latéralement, celle pour la plaque paranuchale (ar. PNu), et plus médialement celle pour la plaque nuchale (ar. Nu). Le bord médial, commun avec la plaque centrale droite, est rectiligne dans sa région antérieure et dessine un profond méandre dans sa région postérieure. Cette disposition évoque, en particulier, celle de *Buchanosteus* (White & Toombs, 1972, fig. 3 ; Young, 1979, fig. 1) chez lequel elle est cependant moins marquée que sur le spécimen d'Arabie Saoudite. Une autre différence avec *Buchanosteus* peut être mise en évidence dans la disposition des sillons sensoriels : sur le spécimen d'Arabie le sillon sensoriel supraorbitaire est pratiquement en continuité avec la pit-line postérieure, alors que chez *Buchanosteus* ces deux lignes sensorielles sont nettement séparées. Cette disposition des lignes sensorielles évoque celle d'une plaque centrale rapportée, elle, à *Taemasosteus* ? *novostrocambricus* par Long (1984, fig. 4E). Le sillon sensoriel central et la pit-line moyenne ont pratiquement la même disposition chez la forme d'Arabie et *Buchanosteus* ; leurs trajets sont proches et forment un angle presque fermé. Sur la plaque centrale du Dévonien d'Arabie, une disposition particulière peut être observée ; c'est la faible longueur comprise entre le sommet du méandre dessiné par la suture entre les plaques centrales et le bord de la surface de recouvrement pour la plaque paranuchale. Cette longueur est plus importante chez *Buchanosteus* (Young, 1979 fig. 1).

Sur la face ventrale, bien conservée, les surfaces de contact avec les plaques adjacentes sont nettement individualisées et leur bord postérieur est toujours marqué par un bourrelet osseux. La région médiane de la face ventrale est creusée par une fossette bordée médialement par un épaississement dermique qui marque la position de la région labyrinthique.

Par sa forme générale, par le tracé des sillons sensoriels et celui de sa suture médiale, cette plaque centrale peut être rapportée à un Buchanosteide. Les éléments dont nous disposons sont cependant trop minces et peu nombreux pour qu'on puisse l'attribuer avec certitude au genre *Buchanosteus*.

Conclusions

L'intérêt de cette première découverte de Vertébrés dévoniens en Arabie Saoudite réside dans la présence d'un Buchanosteide. Jusqu'ici ce groupe de Brachythoraci primitifs n'était connu avec certitude que dans le Dévonien inférieur d'Australie, où ces restes ont été retrouvés dans deux localités : à Buchan, État de Victoria, la localité-type (Hills, 1936*b*), et à Taemas Wee Jasper, État des Nouvelles-Galles du Sud (White, 1952 ; White & Toombs, 1972 ; Young, 1979). D'autre part, en Chine du Sud (Province de Kweichow), le genre *Kueichowlepis*

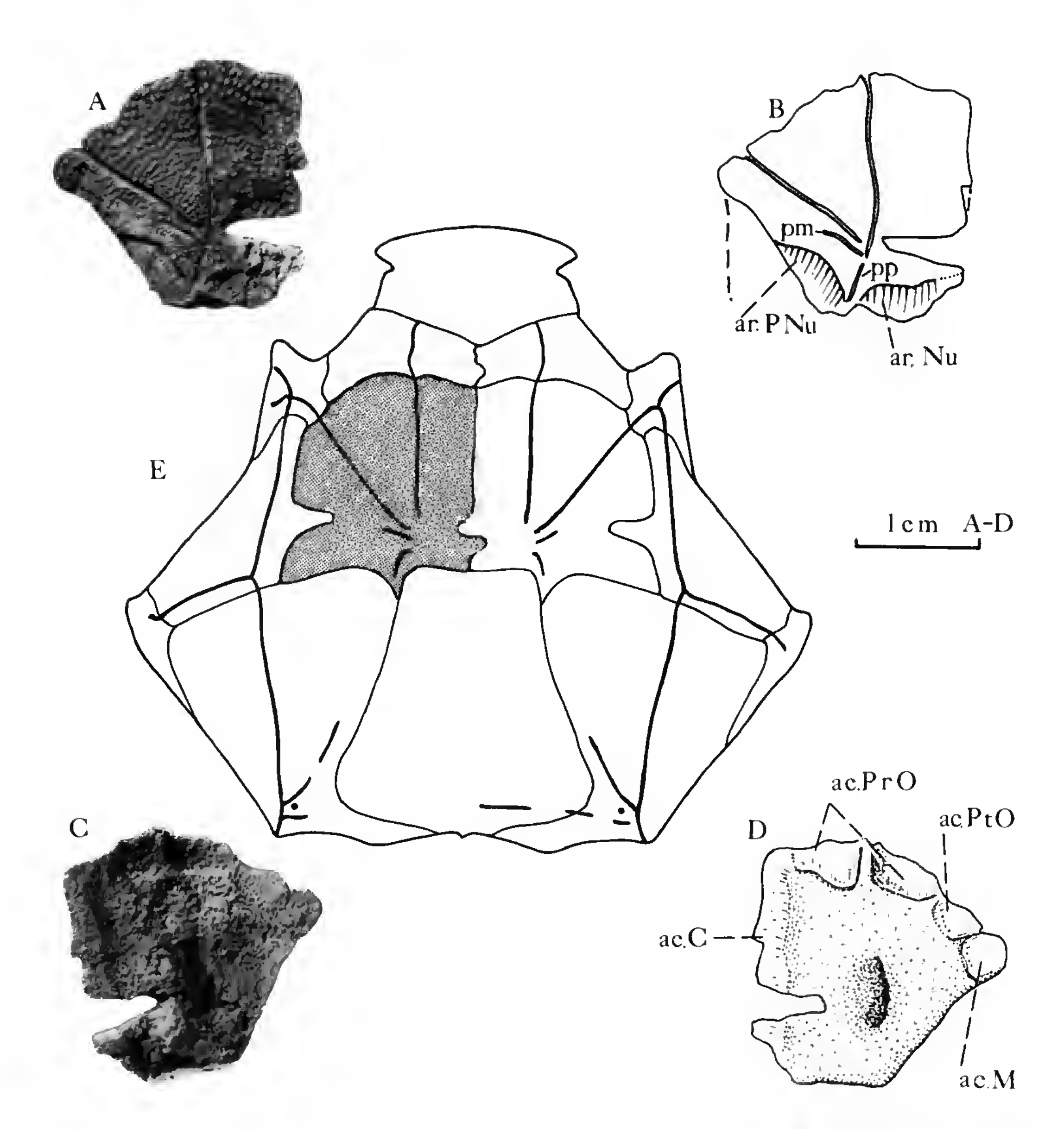


Fig. 2. — Plaque centrale gauche de Buchanosteidae, Dévonien inférieur de la Formation Jawf, Arabie Saoudite : A, B, vues externes ; C, D, vues internes ; E, reconstitution du toit crânien de *Buchanosteus confertituberculatus* d'après Young (1979) ; la position de la plaque centrale gauche de la forme d'Arabie Saoudite est indiquée en ombré. ac.C, aire de contact avec la plaque centrale droite ; ac.M, aire de contact avec la plaque marginale ; ac.Pro, aire de contact avec la plaque postorbitaire ; ar.Nu, aire recouverte par la plaque nuchale ; ar.PNu, aire recouverte par la plaque paranuchale ; pm, pit-line moyenne, pp, pit-line postérieure.

(P'AN *et al.*, 1975) est connu par divers restes dont un toit crânien associé à une cuirasse thoracique qui sont, comme en Australie, datés de l'Emsien supérieur (P'AN *et al.* 1975, fig. 10, 11, 12; pl. 11, 12, 13).

Par ailleurs, la présence de Buchanosteidae a été signalée dans d'autres régions mais les restes qui leur sont rapportés semblent moins caractéristiques. C'est le cas en Iran, d'où un fragment latéral de toit crânien a été décrit par GOUJET & JANVIER (1984, fig. 2 B1, B2, C). Cette pièce est difficile à interpréter ; elle est plus jeune stratigraphiquement puisqu'elle serait datée de la base du Dévonien moyen (Eifelien).

Une autre information sur la présence de Buchanosteidae a été communiquée par MARK-KURIK dans les résumés du colloque « Évolution et Biogéographique des Vertébrés primitifs » tenu dans le cadre du Symposium de la 6ᵉ Convention géologique d'Australie. Malheureusement, nous n'avons aucun détail sur la morphologie de cette découverte et sur sa localisation exacte excepté qu'elle se situerait sur le paléocontinent Khazaque. Jusqu'ici nous sommes donc contraint de ne prendre en considération, dans une analyse paléobiogéographique, que les découvertes publiées. Toutes sont signalées dans des gisements situés sur divers paléocontinents que l'ensemble des auteurs s'accorde à situer, maintenant, sur le Proto-Gondwana (bien que ce terme ne soit pas utilisé habituellement, il nous semble plus exact que le terme de Gondwana qui désigne un ensemble de continents associés dans une période plus récente que le Paléozoïque moyen).

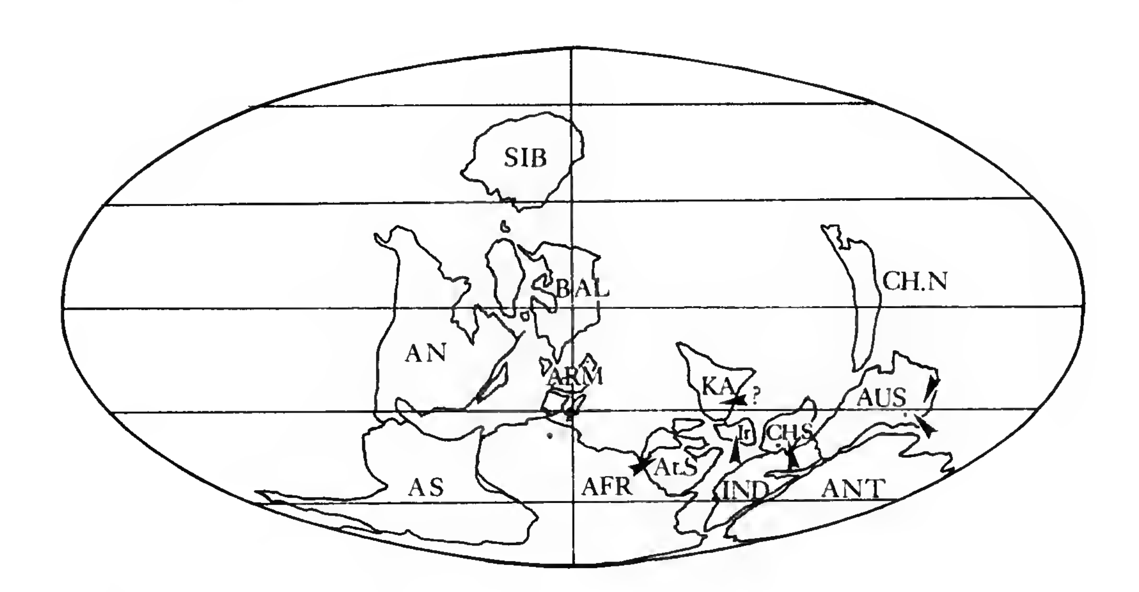


FIG. 3. — Essai de reconstitution paléogéographique pour le Dévonien inférieur ; les flèches indiquent les régions où ont été découverts des restes de Buchanosteidae, d'après SCOTESE (1984 ; 1985). AFR, Afrique ; AN, Amérique du Nord ; ANT, Antarctique ; ARS, Arabie Saoudite ; ARM, Armorica ; AS, Amérique du Sud ; AUS ; Australie ; BAL, Baltica ; CH. N, Chine du Nord ; CH. S, Chine du Sud ; IND, Continent indien ; Ir, Iran ; KA, Khazakstan ; SIB, Bloc sibérien.

Parmi les reconstitutions paléogéographiques les plus récentes proposées pour le Dévonien inférieur, où même pour le Dévonien moyen (SCOTESE *et al.*, 1979, 1985), toutes replacent l'Iran et l'Arabie Saoudite à proximité de la bordure nord-est du Proto-Gondwana, dans une position proche de l'Australie. La proximité relative de ces trois paléocontinents est donc en accord avec les données paléoichthyologiques dont on dispose, à savoir la présence de Buchanosteidae ainsi que celle d'un autre groupe de Placodermes : les Pétalichthyides. Ces derniers ont une répartition plus vaste puisque le genre *Lunaspis* est connu au Dévonien inférieur dans les Hünsruckschiefer (GROSS, 1933) ; un autre genre, *Wijdeaspis*, a une répartition laurasiatique et gondwanienne. LEHMAN (1963) a décrit dans le Dévonien inférieur d'Algérie (Praguien) un aiguillon spinal (LEHMAN *op. cit.*, pl. 1C) ; LONG (1984) et YOUNG (1985) signalent sa présence en Australie à Taemas Wee Jasper, et LIU (1981), dans la province du Yunnan au sud de la Chine.

Cette répartition indiquerait une proximité entre l'Australie et le sud de la Chine (voir aussi YOUNG, 1987*b* : 83). L'absence de Pétalichthyides en Iran et en Arabie Saoudite est certes une lacune dans la documentation paléontologique mais la présence de *Wijdeaspis* en Algérie pourrait être le signe d'une répartition plus vaste sur l'ensemble de la bordure nord du Proto-Gondwana pendant le Dévonien inférieur.

Quant à la position du paléocontinent de Chine du Sud, elle a beaucoup évolué dans les diverses reconstitutions de ces périodes du Dévonien passant d'une latitude d'environ 20° N à une latitude de 30° S. Selon SCOTESE *et al.*, (1985 : 64), l'évolution de la position de ce paléocontinent serait justifiée par une origine gondwanienne de tous les paléocontinents asiatiques et principalement du paléocontinent chinois avant et pendant le Paléozoïque moyen.

Les quelques données paléobiogéographiques, certes peu nombreuses mais significatives, dont nous disposons pour ces régions, Australie, Chine du Sud, Iran et Arabie Saoudite, indiquent que l'on ne peut envisager l'existence de distances importantes entre elles afin de satisfaire aux distributions paléobiogéographiques connues jusqu'ici. Soulignons, fait peu fréquent, que les observations paléontologiques sont en accord avec les reconstitutions paléogéographiques proposées notamment par SCOTESE *et al.* (1985, fig. 3) sur des données paléomagnétiques.

La prise en compte des données de E. MARK-KURIK lors de leur publication — c'est-à-dire la présence de Buchanosteidae sur le paléocontinent khazaque — et l'application de la même méthode — c'est-à-dire l'hypothèse d'une proximité entre deux paléoblocs sur lesquels des faunes apparentées ou des éléments de ces faunes sont retrouvés à une époque donnée — constitueront un test de nos propositions. Il y aurait alors congruence entre les données biogéographiques et paléomagnétiques que nous avons présentées. On serait alors amené à considérablement réduire la distance qui sépare le paléocontinent khazaque de la bordure nord-est du Proto-Gondwana, de l'Australie et de la Chine du Sud. Cette configuration conduirait évidemment à envisager l'existence d'une Pangée avant le Paléozoïque supérieur, avec toutes les conséquences qui en découleraient, notamment sur l'extention des bassins océaniques anté-Jurassiques. Si de nombreuses données paléobiogéographiques actualisent ce problème de la permanence d'une Pangée pendant le Paléozoïque (BLIECK *et al.*, 1988 ; LELIÈVRE, 1984 ; YOUNG, 1987*a*), la plupart des données paléomagnétiques, en revanche, s'opposent pour l'instant à envisager cette éventualité. Cependant certains auteurs ont proposé des modèles de Pangées compactes pour le Paléozoïque (RICKARD & BELBIN, 1980 ; SCHMIDT & EMBLETON, 1981 ; CRAWFORD, 1982 ; SHIELD, 1979, 1981 ; BOUCOT & GRAY, 1983), qui toutes

semblent plus satisfaisantes quant aux données paléobiogéographiques et qui, pour certaines, utilisent les données paléomagnétiques (SCHMIDT & EMBLETON, *op. cit.*) mais pour une période plus ancienne.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAHAFZALLAH, A., U. JUX & S. OMARA, 1981. — Stratigraphy and facies of the Devonian Jauf Formation, Saudi Arabia. *Neues Jb. Geol. Paläont. Mh.*, **1** : 1-18.

BLIECK, A., B. BATTAIL & L. GRAUVOGEL-STAMM, 1988. — Tétrapodes, Plantes et Pangée : Relance du débat sur les relations paléogéographiques Laurasie Gondwanie. *Annls Soc. géol. N.*, **107** : 45-56, 6 figs.

BOUCOT, A. J., & J. GRAY, 1983. — A Paleozoic Pangea. *Science*, **222** (4624) : 571-581.

CRAWFORD, A. R., 1982. — The pangean paradox : where is it ? *J. Petrology geology*, **5** (2) : 149-160.

DENISON, R. H., 1978. — Placodermi. *In* : H. P. SCHULTZE & O. KUHN eds., Handbook of Paleoichthyology, 2, G. Fischer publ., Stuttgart. 128 p. 94 fig.

GROSS, W., 1933. — *Lunaspis broilii* und *Lunaspis heroldi* aus dem Hunsrückschiefer (Unterdevon, Rheinland). *Notizbl. hess. Landesamt. Bodenforsch. Wiesbaden*, **89** : 17-43.

GOUJET, D., & P. JANVIER, 1984. — Un nouvel horizon à Vertébrés dans la coupe-type de la Formation de Khush-Yeilag (Dévonien moyen), Alborz oriental, Manzenderan, Iran. *Geobios*, **17** (2) : 245-250, 2 figs.

HILLS, E. S., 1936. — On certain endocranial structures in *Coccosteus*. *Geol. Mag.*, **73** : 213-226.

LEHMAN, J.-P., 1963. — À propos de quelques arthrodires et ichthyodorulites sahariens. *In* : Mélanges Ichthyologiques. *Mém. Inst. fond. Afr. noire*, **68** : 194-200.

LELIÈVRE, H., 1984. — *Antineosteus lehmani* nov. gen., nov. sp., nouveau Brachythoraci du Dévonien inférieur du Maroc présaharien. Remarques sur la Paléobiogéographie des Homostéides de l'Emsien. *Annls Paléont.*, **70** (2) : 115-158.

LIU SHIFAN, 1981. — Occurence of *Lunaspis* in China. *Kexue Tongbao*, **29** : 829-830.

LONG, J. A., 1984. — New Placoderm fishes from the Early Devonian Buchan group, Eastern Victoria. *Proc. R. Soc. Vict.*, **96** (4) : 173-186.

MILES, R. S., & T. S. WESTOLL, 1968. — The Placoderm fish *Coccoteus cuspidatus* Miller ex Ag., from the Middle Old Red Sandstone of Scotland. *Trans. R. Soc. Edinb.* **67** : 374-476.

OBRUCHEV, D. V., 1964. — Fundamentals of Paleontology, Vol. XI., Agnatha Pisces. Ed. Yu. A. ORLOV, & D. V. OBRUCHEV. Translated from Russian. Israël Program for scientific translations, Jerusalem 1964.

P'AN K., S. T., WANG & Y. P. LIU, 1975. — The lower Devonian Agnatha and Pisces from South China. *Prof. Pap. Stratigr. Geol.*, Geological Press, Pekin, **1** : 135-169, 13 figs ; 16 pl.

RICKARD, M. J., & L. BELBIN, 1980. — A new continental assembly for Pangea. *In* : H. R. BANKS & D. H. GREEN, eds., Orthodoxy and creativity at the frontiers of Earth Sciences. Carey symp. Hobart, 1977. *Tectonophysics*, **63** (1-4) : 1-12.

SCHMIDT, D. T., & B. J. J. EMBLETON, 1981. — A geotectonic paradox : Has the Earth expanded ? *J. Geophys*, **49** (1) : 20-25, 4 figs.

SCOTESE, C. R., R. K. BAMBACK, C. BARTON, R. VAN DER VOO & A. M. ZIEGLER, 1979. — Paleozoic base maps. *J. Geol.*, **27** : 217-277.

SCOTESE, C. R., R. VAN DER VOO & S. F. BARRETT, 1985. — Silurian and devonian base maps. *Phil Trans. R. Soc.*, London, B **309** : 57-77.

Shield, O., 1979. — Evidence for initial opening of the Pacific ocean in the Jurassic. *Paleogeogr. Paleoclim. Paleoecol.*, **26** : 181-220, 12 figs.

— 1981. — Trans-Pacific Links that suggest Earth Expansion. *In* : S. W. Carey Ed., Expanding Earth Symposium, Sydney 1981, University of Tasmania.

White, E. I., 1952. — Australian arthrodires *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geol., **1** (9) : 251-304, 41 figs, pl. 26-31.

— 1969. — The deepest vertebrate fossil and other arctolepid fishes. *Biol. J. Linn. Soc.*, **1** : 293-310 ; 2 pl., 38 figs.

White, E. I., & H. A. Toobs, 1972. — The bucchanosteid arthrodires of Australia. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geol., **22** (5) : 379-419, 24 figs.

Young, G. C., 1979. — New information on the structure and relationships of *Buchanosteus* (Placodermi, Euarthrodira) from the early Devonian of New South Wales. *J. Linn. Soc.*, Zool., London, **66** : 309-352.

— 1985. — Further petalichthyid remains (Placoderms fiches, Early Devonian) from the Taemas-Wee Jasper region, New South Wales. BRM *J. Aust. Geology Geophysics*, 9 : 121-131.

— 1987. — Devonian paleontological data and the Armorica problem. *Paleogeogr. Paleoclimat. Paleoecol.*, **60** : 283-304.

— 1987. — Relationships between northern and southern vertebrate faunas during the Middle Paleozoic. International Symposium on Shallow Tethys 2/ Wagga-Wagga. Ed K. G Mc Kenzie, p. 71-85.

Achevé d'imprimer le 21 octobre 1989.

Le Bulletin du 1er trimestre de l'année 1989 a été diffusé le 28 juillet 1989.

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Sécrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Farmat in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — GAYET (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — LAURIAT-RAGE (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — FRÖHLICH (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — LOREAU (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — LAURIAT-RAGE (Agnès). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — ROUCHY (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

T. 51. — GAYET (Mireille). — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 1986, 119 p., 53 fig.

T. 52 — RUSSELL (D. E.) et ZHAI REN-JIE. — The paleogene of Asia : Mammals and stratigraphy. 1987, 490 p., 232 cartes, croquis et coupes stratigraphiques.

T. 53. — RUSSELL (D. E.), SANTORO (J. P.) et SIGOGNEAU-RUSSELL (D.). — Teeth revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 1988, 470 p., tabl. et illustr.

T. 54. — VÉRAN (M.). — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels. 1988, 113 p., 38 fig., 6 tabl., 7 pl. phot.

T. 55. — BUSSON (G.) (Coordonné par). — Évaporites et Hydrocarbures. 1988, 138 p., 50 fig., 5 tabl.

Réimpression

T. 10. ROGER (J.). — Buffon, « Les Époques de la nature ». Édition critique. 1988, 495 p. (1[re] édit., 1962).

Ouvrages disponibles au Service de vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.